

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМЕНІ І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

ЖИТОВА ОЛЕНА ПЕТРІВНА

УДК 576.8:594.38:595.122(477.41(42))

**ПАРАЗИТО-ХАЗЯЇННІ ВІДНОСИНИ У СИСТЕМІ
ТРЕМАТОДИ – ПРІСНОВОДНІ ГАСТРОПОДИ
(НА ПРИКЛАДІ УКРАЇНСЬКОГО ПОЛІССЯ)**

03.00.25 – паразитологія, гельмінтологія

**Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук**

Київ – 2015

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у відділі паразитології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

Науковий консультант: доктор біологічних наук, професор,
Корнюшин Вадим Васильович
головний науковий співробітник відділу паразитології
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Сігарьова Діна Дмитрівна,
головний науковий співробітник
Інституту захисту рослин НААН,
член-кореспондент НААН

доктор ветеринарних наук, професор
Сорока Наталія Михайлівна,
завідувач кафедри паразитології та
тропічної ветеринарії Національного
університету біоресурсів і
природокористування України

доктор біологічних наук, професор
Іванців Володимир Васильович,
завідувач кафедри зоології
Східноєвропейського національного
університету імені Лесі Українки

Захист дисертації відбудеться 10 листопада 2015 року о 10-00 год. на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 при Інституті зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий 8 жовтня 2015 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради



Ю. К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Трематоди (Trematoda Rudolphi, 1808) займають особливе місце серед паразитичних червів, що обумовлено їхньою чисельністю, поширенням і високою екологічною пластичністю. Сьогодні у світі відомо понад 18000 видів трематод. Усі вони характеризуються складним життєвим циклом, котрий включає низку стадій розвитку (Bray, 2008). Партеніти розвиваються виключно в молюсках, коло проміжних і дефінітивних хазяїв марит трематод охоплює представників майже всіх таксонів тварин, серед яких переважають молюски, членистоногі та хребетні. Зокрема, трематоди є збудниками широкого кола небезпечних гельмінтозів людини і свійських тварин, що зумовлює постійну увагу паразитологів до вивчення циклів розвитку цих гельмінтів (Прокофьев, 2006).

Незважаючи на велику кількість робіт, присвячених трематодам, відомості про цю групу гельмінтів лишаються неповними. На території Українського Полісся, як і в Україні загалом, завдяки роботам багатьох дослідників добре вивчено марити, які паразитують в остаточних хазяях (Шарпило, 1976; Смогоржевская, 1976; Искова, 1985; Шарпило, Искова, 1989; Шарпило, Корнюшин, 1993). Водночас личинкові стадії трематод у молюсків із водойм України вивчено значно менше (Чорногоренко-Бідуліна, 1958; Здун, 1961; Черногоренко, 1983; Стадниченко, 2006). Упродовж останніх десятиріч інтенсивність дослідження фауни личинок дещо знизилася, вивчалися лише паразити окремих груп молюсків. Необхідність дослідження трематодофауни молюсків обумовлена також суттєвими зрушеннями – якісними та кількісними – у складі прісноводної малакофауни України, що зумовлені антропогенними факторами, зокрема осушенням і забрудненням водного середовища (іонами важких металів, продуктами радіоактивного розпаду тощо) (Стадниченко, Киричук 2001; Стадниченко, Богачова, 2008).

Наявність різноманітних, найчастіше досить тонких взаємних адаптацій трематод і молюсків, дає підстави розглядати систему «паразит – хазяїн» як єдиний комплекс. Взаємодія партеніт і личинок трематод із молюсками відбувається на різних рівнях, передовсім на рівні особини-хазяїна, тканинному, клітинному та субклітинному рівнях. Дослідження останніх років надали низку доказів глибини метаболічної взаємодії особин паразита та хазяїна (Киричук, 2011), дії молекулярних механізмів захисту організму хазяїна й відповідних контрадаптацій паразита, можливості взаємодії паразитів і їхніх хазяїв на рівні генної регуляції (Гранович, 2000). Важливою ланкою системи «паразит – хазяїн» є популяційний рівень. Аналіз взаємодії локальних популяцій молюсків і трематод дає змогу більш чітко уявити закономірності, які визначають функціонування паразитарних систем. Усі ці аспекти розширюють наші знання про комплексний характер взаємодії двох організмів, які утворюють систему «паразит – хазяїн».

За наявності значного масиву інформації про паразитів та їхніх проміжних хазяїв-молюсків – актуальним залишається вивчення морфологічної організації личинок трематод із метою їх точної ідентифікації, що необхідно для профілактики та успішної боротьби з небезпечними інвазійними хворобами. Зокрема, дослідження видового складу личинок трематод дає змогу визначити поширення сисунів, які мають епізоотологічне та епідеміологічне значення. Поряд із дослідженнями

трематодофауни молюсків, важливе місце посідає вивчення впливу абіотичних чинників, зокрема гідрологічних особливостей водойм на зараженість молюсків, визначення впливу личинок трематод на вікову структуру популяції хазяїв у зв'язку з реакцією на інвазію паразитами. Крім того, з'ясування шляхів циркуляції трематод дозволить обґрунтованіше оцінити становлення та еволюцію циклів розвитку трематод.

Зв'язок з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційну роботу виконано на базі відділу паразитології Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України. Робота підтримувалася держбюджетними науково-дослідницькими роботами на замовлення Міністерства освіти і науки України: «Роль гідробіонтів у формуванні якості водойм Житомирського Полісся» (номер державної реєстрації 0206U002345, 2008 – 2010 рр.), «Вплив антропогенного навантаження на біорізноманіття водних екосистем Центрального Полісся» (номер державної реєстрації 0206U002345, 2013 – 2015 рр.), що проводилися при кафедрі ботаніки, біоресурсів та збереження біорізноманіття Житомирського державного університету імені Івана Франка.

Мета та завдання досліджень. Мета роботи полягала у визначенні видового різноманіття і шляхів циркуляції трематод в умовах водойм Українського Полісся та з'ясуванні взаємовідносин у системі «паразит – хазяїн» на різних рівнях організації.

Для досягнення мети були поставлені наступні завдання:

1. З'ясувати сучасний видовий склад трематод прісноводних червононогих молюсків водойм Українського Полісся, особливості їх поширення в регіоні.
2. Визначити таксономічну структуру регіональної фауни трематод, оцінити роль різних видів і груп молюсків у підтриманні існування локальних популяцій трематод в умовах регіону.
3. Зіставити значення основних факторів, гостальної специфічності та екологічних преференцій трематод у визначенні розподілу полігостальних видів серед різних видів хазяїв і формуванні структури трематодофауни найбільш поширених у регіоні молюсків.
4. Порівняти видовий склад трематод молюсків, знайдених під час дослідження, з даними за попередні роки. Проаналізувати та зіставити трематодофауну молюсків із водойм Українського Полісся з іншими регіонами України та Білорусі.
5. Вивчити розподіл локальних популяцій партеніт і личинок трематод у популяціях молюсків-хазяїв найбільш поширених у регіоні видів залежно від вікової структури та щільності поселення хазяїв, роль різних вікових груп молюсків у підтриманні існування локальних популяцій трематод.
6. З'ясувати вплив трематодозної інвазії на поведінку молюсків, зокрема їхню здатність зариватися в товщу мулу для зимівлі та при виході з неї.
7. Дослідити характер емісії церкарій різних видів трематод як прояв особливостей взаємовідносин паразитів і хазяїв. З'ясувати залежність добової та багатоденної динаміки емісії від типу циклу розвитку трематод, стану молюсків та інтенсивності інвазії їх паразитами, а також чинників навколишнього середовища.

8. Визначити характер мікроскопічних і субмікроскопічних змін у тканинах гепатопанкреасу хазяїна залежно від інтенсивності інвазії партенітами й личинками трематод та типу їхнього циклу розвитку.
9. Вивчити екологічні складові функціонування системи «молюски–трематоди» в умовах Українського Полісся, установити відмінності у видовому складі трематод та зараженості ними молюсків у водоймах різного типу, визначити фактори, що їх зумовлюють. Встановити значення різних типів водойм у підтриманні існування певних видів трематод в умовах регіону.
10. Проаналізувати шляхи циркуляції виявлених у регіоні трематод, їх зв'язок з остаточними хазяями та потенційну можливість участі у циклах розвитку патогенних паразитів свійських тварин і людини.

Об'єкт дослідження – трематоди молюсків різних систематичних груп із водойм Українського Полісся, шляхи їх циркуляції та паразито – хазяїнні відносини.

Предмет дослідження – видовий склад, систематика, поширення трематод, їх взаємозв'язки з хазяями-молюсками.

Методи дослідження: загальноприйняті малакологічні, паразитологічні, гідрологічні, гідрохімічні, радіологічні, гістологічні, електронно-мікроскопічні методи та методи статистичної обробки результатів.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше на прикладі паразитарної системи «партеніти й личинки трематод – прісноводні червононогі молюски» з одного регіону Українського Полісся вивчено всі рівні взаємодії паразита й хазяїна: вплив паразитів на організм хазяїна залежно від інтенсивності інвазії, тканинні та клітинні реакції уражених хазяїв, зміни в поведінці молюсків у відповідь на присутність паразитів, розподіл трематод у локальних популяціях молюсків, взаємодія на видовому рівні, зокрема, гостальна специфічність і структура паразитарних систем на рівні партеніт і метацеркарій, особливості існування локальних популяцій трематод залежно від типу водойми та її гідрохімічної характеристики, шляхи циркуляції певних видів трематод у пов'язаних із водоймами біоценозах у сучасних умовах регіону, його особливості порівняно з іншими регіонами України. Це дало змогу побачити цілісну картину і скласти уяву про особливості формування складних багатопланових відносин у паразитарних системах на тлі абіотичних і біотичних умов певного регіону.

У прісноводних червононогих молюсків Українського Полісся знайдено 61 вид трематод, із яких уперше в регіоні виявлено 22 види, з них 12 є новими для України. Уперше для фауни України зареєстровано трематоду *Syathocotyle bithyniae* Sudarikov, 1974. Розширено коло проміжних хазяїв 16 видів трематод. Складено оригінальну таблицю для визначення церкарій 52 видів трематод із молюсків дослідженого регіону.

Уперше визначено розподіл виявлених у регіоні трематод по видах молюсків-хазяїв відповідно до тієї ролі, котру вони відіграють у підтриманні існування локальних популяцій паразитів і забезпечення їх циркуляції в екосистемах. Показано значення гостальної специфічності та екологічних преференцій трематод у формуванні певної структури системи «паразит – хазяїн» у локальних популяціях і регіоні загалом.

Отримано нові дані про періодичність і ритми емісії церкарій, впливу температури середовища на цей процес, строки життя личинок. Установлено, що особливості емісії церкарій, їх кількісні показники та динаміка є однією з характеристик взаємовідносин між партенітами та організмом хазяїна. Показано, що відмінності характеру циркадного ритму емісії зумовлені особливостями біології, зокрема, циклу розвитку трематод. Доведено зв'язок кількісних показників емісії церкарій трематод зі ступенем ураженості гепатопанкреасу хазяїна.

Уперше здійснено порівняльні дослідження мікроскопічних і субмікроскопічних змін тканин гепатопанкреасу молюсків за різних ступенів інвазії партенітами трематод. Показано, що редіоїдні трематоди завдають більших руйнувань мікроструктурі гепатопанкреасу, порівняно зі спороцистоїдними.

Установлено, що розподіл партеніт і личинок трематод у локальній популяції молюсків не є рівномірним і тісно пов'язаний із віком хазяїна. Незважаючи на постійне суттєве переважання особин генерації поточного року, найбільш зараженими є особини третьої вікової групи (генерація позаминулого року), у них знаходиться більша частина локальної популяції трематод.

Уперше досліджено розподіл інвазованих молюсків по глибині мулу за низьких температур середовища (восени та на початку весни). Відзначено, що переважна більшість незаражених і слабо інвазованих молюсків заривається в товщу мулу, а сильно заражені лишаються на його поверхні.

Проаналізовано шляхи циркуляції знайдених видів трематод, які розвиваються за участі прісноводних черевоногих молюсків водойм Українського Полісся. Встановлено, що в регіоні домінуюча роль у циркуляції трематод належить легенеvim молюскам і птахам.

З'ясовано, що епізоотологічне та епідеміологічне значення в умовах регіону мають 17 видів трематод, які є збудниками небезпечних захворювань свійських водоплавних птахів, жуйних тварин, собак і котів, а також трапляються і в диких птахів і ссавців. Один із них є збудником небезпечної хвороби людей – опісторхозу.

Практичне значення одержаних результатів. Дані щодо видового складу та екології личинкових стадій трематод молюсків водойм Українського Полісся можуть бути використані працівниками ветеринарної медицини в процесі розробки профілактичних заходів щодо боротьби з гельмінтозними захворюваннями, наслідки яких супроводжуються значними економічними збитками для тваринництва й становлять небезпеку для здоров'я людини. Відомості з морфології личинкових стадій трематод можуть бути враховані для складання відповідних визначників. Таблиці для визначення личинкових стадій трематод можуть слугувати довідниками в практичній роботі фахівців ветеринарної і медичної паразитології. Матеріали роботи можуть бути використані для підготовки лекцій із загальної, екологічної та спеціальної паразитології у ВНЗ на біологічних, природничих факультетах та факультетах ветеринарної медицини.

Особистий внесок здобувача. Дисертація є самостійною роботою. Здобувач проаналізувала спеціальну літературу, розробила програму досліджень, провела експериментальні дослідження й статистичну обробку отриманих результатів. Видову належність молюсків визначали за консультаціями д.б.н., проф. В. В. Аністратенка, к.б.н. Л. Є. Астахової; личинкові стадії трематод – як

самостійно, так і спільно з к.б.н. Е. М. Король. Рисунки, представлені в роботі, виконано автором. Аналіз результатів, їх узагальнення, формулювання основних положень висновків, а також друковані праці підготовлені безпосередньо авторкою. Визначення групи та підгрупи вірусоподібних часточок здійснено за консультаціями д.вет.н., проф. О. В. Яблонської.

Апробація результатів дисертації. Результати досліджень, викладені в дисертаційній роботі, були представлені на: III Міжнародній науковій конференції «Моллюски: результати, проблеми і перспективи досліджень» (Житомир, 2006); Международной научной конференции «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов» (Москва, 2006); 3-й Міжнародній науково-практичній конференції «Наукові дослідження – теорія та експеримент – 2007» (Полтава, 2007); XXI Congress of the Polish Parasitological Society (Miedzyzdroje, 2007); 4-й Міжнародній науково-практичній конференції «Наукові дослідження – теорія та експеримент – 2008» (Полтава, 2008); Поліському міжнародному науково-практичному семінарі «Сучасні проблеми діагностики в паразитології та ветеринарно – санітарній експертизі» (Житомир, 2008); VI Международной научно-практической конференции «Паразитарные болезни человека, животных и растений» (Витебск, 2008); XIV конференції Українського наукового товариства паразитологів (Ужгород, 2009); Международной научной конференции «Современные взгляды на эволюцию органического мира» (Киев, 2009); IV Международной научно-практической конференции «Современные аспекты патогенеза, клиники, диагностики, лечения и профилактики протозоозов, гельминтозов и арахноэнтомозов человека, животных и растений» (Витебск, 2010); IV Международной научной конференции «Озёрные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск – Нарочь, 2011); IV Міжнародній науково-практичній конференції «Моллюски: результати, проблеми і перспективи досліджень» (Житомир, 2012); Международной научной конференции «Современные проблемы общей паразитологии» (Москва, 2012); XV конференції Українського наукового товариства паразитологів (Чернівці, 2013); Міжнародній науково-практичній конференції «Національні природні парки – минуле, сьогодення, майбутнє» (Світязь – 2014).

Публікації за темою дисертації. За результатами досліджень опубліковано 39 наукових праць, із них 22 – у фахових наукових виданнях, рекомендованих ДАК МОН України, з них 13 – одноосібно, 9 – у журналах, що входять до міжнародних наукометричних баз, 3 – у збірниках наукових праць, 14 – у матеріалах і тезах доповідей наукових конференцій.

Структура й обсяг роботи. Дисертація складається зі вступу, огляду літератури (1 розділ), матеріалів і методів дослідження (1 розділ), результатів дослідження та їх обговорення (5 розділів), висновків та списку використаних джерел, який нараховує 481 найменування (400 з них надруковано кирилицею, 81 – латиницею) та додатків, які налічують 228 сторінок. Робота викладена на 479 сторінках, з них основного тексту – 295, містить 116 рисунків, 17 мікрофотографій, 14 електронограм, 2 фотографії, 23 таблиці, 1 карту.

Подяки. Автор надзвичайно вдячний своєму *Вчителю* – д.б.н., проф. В. В. Корнюшину. Щира подяка д.б.н., проф. В. В. Аністратенку та

к.б.н. Л. Є. Астаховій за допомогу у визначенні молюсків. Велика подяка д.б.н., проф. А. П. Стадниченко, д.б.н., проф. С. В. Межжеріну, д.б.н. О. В. Гарбару, д.б.н. Г. Є. Киричук, д.б.н., проф. І. В. Довгалю, д.б.н., проф. П. Я. Кілочицькому, д.вет.н., проф. В. Ф. Галату за підтримку, цінні консультації, поради; за всебічну допомогу в роботі к.б.н. Е. М. Король; за консультації під час виконання гістологічних та електронномікроскопічних досліджень д.вет.н., проф. В. Т. Хомичу, к.б.н. А. О. Чернишовій та д.б.н., проф. Л. О. Стеценко.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ ПРОБЛЕМИ

Проаналізовано вивченість личинкових форм *Digenea* в прісноводних молюсках різних географічних зон України. Велику наукову цінність мали результати комплексних еколого-паразитологічних досліджень, що проводились поряд із фауністичними роботами в Інституті гідробіології АН УРСР, Інституті біології південних морів АН УРСР, Львівському, Харківському, Одеському університетах, Тернопільському педагогічному та Львівському зооветеринарному інститутах, Рівненській науково-дослідній ветеринарній станції. Були отримані дані про личинок трематод молюсків пасовищних водойм західних областей України, річок Карпат, акваторій нижнього Дунаю, Дністра, Західного Бугу, Дніпра, Прип'яті, Десни, Сіверського Дінця, кримського узбережжя Чорного моря (Здун, 1961; Кузьмович, 1971, 1972; Гладунко, 1968, 1978; Цукман, 1967, 1969; Долгих, 1963).

Еколого-фауністичні дослідження дали змогу встановити цикли розвитку трематод *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 (Шевченко, Вергун, 1960), *Crowcrococum skrjabini* Iwanitzky, 1928 (Стенько, 1976), *Rhipidicotyle illense* Ziegler, 1883 (Черногоренко, 1983; Иванцов, 1984), *Phyllodistomum angulatum* Linstow, 1907 (Иванцов, 1985), *Plagioporus skrjabini* Koval, 1951 (Черногоренко, 1983). Відмічено, що з робіт такого спрямування важливе значення мають наукові праці з біології та поширення трематод *Fasciola hepatica* Linnaeus, 1758, *Paramphistomum cervi* Zeder, 1790, *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922, *Liorchis scotiae* Willmott, 1950, *Opisthorchis felinus* Rivolta, 1884 та *Sanguinicola inermis* Plehn, 1905, які є збудниками небезпечних хвороб тварин і людини (Маркевич, 1957; Шульман, 1961; Корж, 1962; Кузьмович, 1963; Гладунко, 1968; Меремінський, 1970, 1971, 1972; Глузман, 1966, 1972, 1976; Яворський, 1976, 1981, 1989, 1993, 1996, 2002; Стадниченко, 1993; Довгій, 1999; Катохин, Евтушенко, 2010; Чемич, 2011). Окремі наукові публікації стосуються періодичності, добових ритмів виходу церкарій трематод *Cercaria echinata* Siebold, 1894, *O. felinus* із молюсків та екологічних факторів, які впливають на цей процес (Черногоренко, 1961, 1983; Близнюк, 1967; Маркевич, Черногоренко, 1976, 1983).

Розглянуті також наукові праці, що містять відомості про патоморфологічні та гістохімічні дослідження впливу партеніт і личинок трематод на різні органи прісноводних молюсків (Стадниченко, 1968, 1972, 2006, 2010), дії трематодозної інвазії та токсикантів на фізіолого-біохімічні процеси в організмі молюсків, а також впливу антропогенних чинників на поширення трематодозних хвороб тварин Українського Полісся (Стадниченко, 2007, 2012; Киричук, 2011; Янович, 2012).

Проаналізовано роботи, які стосуються теоретичного аналізу різних аспектів функціонування паразитарних систем і підходів щодо їх дослідження (Беклемишев, 1970; Маркевич, 1981, 1985; Контримавичус, 1982; Балашов, 1991; Лисицина, 1993; Иешко, 1994; Гранович, 1996; Niewiadomska, 2001; Бычкова, 1993, 2004; Корнюшин, 2011; Волошина, 2012).

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Робота виконувалася впродовж 2004 – 2012 рр. Експериментальні дослідження здійснювали у відділі паразитології Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена, окремі – в науковій лабораторії кафедри ботаніки, біоресурсів та збереження біорізноманіття Житомирського державного університету імені Івана Франка.

Матеріалом слугували власні збори молюсків із водойм різного типу, які розташовані на території Українського Полісся. Пункти збору молюсків представлено на карті (рис. 1).

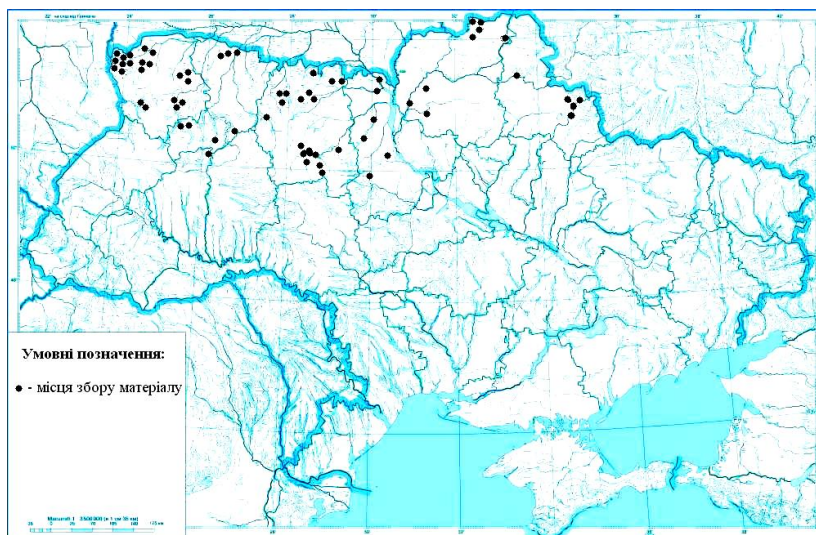


Рис. 1. Пункти збору молюсків із водойм Українського Полісся.

Всього обстежено понад 48 тис. екз. молюсків із п'яти родин: Lymnaeidae (15 видів), Bulinidae (3 види), Planorbidae (4 види), Bithyniidae (2 види) та Viviparidae (3 види). Камеральну обробку матеріалу проводили за рекомендаціями В. І. Здуна (Здун, 1961) та Т. О. Гінецинської (Гинецинская, 1968). Для патогістологічних досліджень у найбільш поширених видів молюсків – *Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758), *Planorbarius corneus* (Linné, 1758) та *Contectiana contecta* (Millet, 1813), відбирали і фіксували гепатопанкреас. Виготовлено 1163 гістологічних зрізів. Для підтвердження видової належності окремих метацеркарій трематод проведено експериментальне зараження їхніх потенційних дефінітивних хазяїв, каченят (*Anas platyrhynchos* dom.) кількістю 20 особин. Для вивчення морфологічних особливостей гельмінтів виготовлено 101 тотальний препарат личинок трематод, виявлених у молюсків досліджених водойм.

Відбір проб донних відкладів, водних рослин, води проведено з 61 водойми та водотоків.

Методи малакологічних досліджень. Молюсків збирали, застосовуючи загальноприйняті методи (Стадниченко, 2006). Ідентифікацію видів молюсків проводили за конхологічними ознаками, ураховуючи також їхні анатомічні

особливості (Стадниченко, 1990, 2004; Анистратенко, Стадниченко, 1994; Анистратенко, 2001; Круглов, 2005).

Для вивчення динаміки вікової структури популяцій молюсків збирали два фонові види (*L. stagnalis*, *Planorbis planorbis* (Linné, 1758)) протягом весняно-літньо-осіннього періоду 2005 – 2007 рр. у трьох модельних водоймах. Характер розподілу інвазованих *L. stagnalis* та *P. corneus* у мулі за дії низьких температур (3 – 6°C) досліджували в р. Тетерів та ставу (м. Житомир). Глибину заривання молюсків визначали за допомогою лінійки. Швидкість течії річок – за С. М. Лисогором (Лисогор, 2000). Градацію швидкості течії води прийнято за В. І. Жадіним (Жадин, 1938). Аналіз проб води (n=183) здійснювали за загальноприйнятими методиками (Семёнова, 1977; Яцык, 1995). Видову належність рослин установлювали за визначниками (Прокудин 1987; Рандушка, 1990).

Методи паразитологічного дослідження молюсків. Паразитологічні дослідження молюсків проводили за загальноприйнятими методами (Здун, 1961; Гинецинская, 1968). Морфологію різних стадій розвитку трематод (спороцисти, редії, несформовані церкарії, метацеркарії) та зрілі церкарії, які виходили з молюска, вивчали переважно на живих екземплярах із використанням вітальних барвників: сульфат нільський синій, метиленовий синій і нейтральний червоний (Гинецинская, 1968; Судариков, Вигин 2002). Вимірювали живі та фіксовані екземпляри церкарій. Рисунки та опис личинок трематод зроблено з живих екземплярів, марит – із фіксованих препаратів. Використовували мікроскопи МБС–9, МБС–10, Аxiomager M 1, МИКМЕД-1, рисувальний апарат РА–6, фотокамеру Digital Camera (DCM 500, 5 Mpixels, 40 X). Для характеристики зараження молюсків партенітами й личинками трематод використано показники екстенсивності та інтенсивності інвазії, індекс рясноти (Петрушевский, 1960; Беклимишев, 1970). Трапляння (індекс трапляння) визначали як відношення кількості водойм, у яких виявлено молюски певного виду, заражені тим чи іншим видом трематоди, до загальної кількості обстежених водойм, або до кількості водойм де цей вид молюсків знайдено, виражене у відсотках (за одне трапляння прийнято усі молюски зібрані в одному пункті). У процесі паразитологічного дослідження молюсків біоетичні норми не були порушені. Експериментальне зараження птахів здійснювали шляхом перорального введення метацеркарій трематод разом із тканиною молюска, у якій вони знаходилися. Після виявлення яєць у посліді здійснювали розтин тварини і послідовне промивання вмісту кишечника водою в чашках Петрі. Осад проглядали під мікроскопом МБС–10. Виявлених трематод відмивали у воді, фіксували 70°C етиловим спиртом і забарвлювали за Б. Георгієвим (Georgiev, 1986).

Методи дослідження періодичності та добового ритму емісії церкарій трематод. Емісію церкарій досліджували в спонтанно заражених трематодами 54 екз. *L. stagnalis* та 5 екз. *P. corneus* в умовах, наближених до природних, на відкритому повітрі (тераса лабораторії). У досліді були задіяні особини, заражені редіоїдними (*Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909, *Notocotylus attenuatus* (Rudolphi, 1809)) та спороцистоїдними (*Plagiorchis elegans* Rudolphi, 1802 Braun, 1902, *Haematoloechus asper* Looss, 1899) видами. Розподіл *L. stagnalis* за розмірними групами здійснено за Н. І. Юрловою (Юрлова, 2008). Спостереження за продукуванням молюсками церкарій *E. aconiatum*, *H. asper* та *N. attenuatus* та

ритмічністю емісії личинок проводили протягом п'яти діб, *P. elegans* – трьох діб за Т. О. Гінецинською (Гинецинская, 1968) та М. І. Чорногоренко (Чорногоренко, 1983). Для зручності підрахунку використовували метод диференційованого забарвлення живих і мертвих личинок трематод (Keiichi Ishii, 1953). У цьому та інших дослідах використовували термометри для води ТБ–3 та повітря ТБ–3–М1.

Методи дослідження впливу температури середовища на емісію церкарій трематод. У досліджах використано *L. stagnalis* (n=37), заражених партенітами і личинками *Echinostomatidae* gen. sp. та *Plagiorchiidae* gen. sp. і вільних від інвазії молюсків (контроль). Молюсків утримували поштучно у склянках об'ємом 100 – 250 см³. Проведено чотири експерименти.

У першому експерименті було задіяно 17 екз. (10 екз. інвазованих і 7 екз. неінвазованих). Склянки з молюсками тримали поза приміщенням на відкритому повітрі (тераса лабораторії), в умовах, наближених до природних. Підрахунок церкарій за допомогою мікроскопа МБС–10 здійснювали цілодобово з інтервалом 4 год, застосовуючи при цьому диференційне забарвлення живих і мертвих личинок трематод за Keiichi Ishii (Keiichi Ishii, 1953). Для подальшого спостереження молюсків пересаджували в інші склянки. У разі їх загибелі у процесі експерименту робили паразитологічний розтин з метою встановлення ступеня інвазії. Оцінку ураження гепатопанкреасу проводили візуально, за певними критеріями (Василенко, 2008; Киричук, Стадниченко, 2010): слабка інвазія – ураження паразитами до $1/10$; помірна – від $1/10$ до $1/2$; висока інвазія – більше $1/2$ об'єму органа.

У другому експерименті, який проводився з метою з'ясування тривалості емісії церкарій (*Opisthioglyphe ranae* (Froehlich, 1791), *P. elegans* та *E. aconiatum*) за відносно сталої температури в умовах лабораторії було 5 екз. молюсків. Підрахунок церкарій і заміна води у склянках проводили з інтервалом 6 год цілодобово. Експеримент тривав 40 діб. Після завершення експерименту проводили розтин молюсків.

У третьому експерименті, метою якого було вивчення дії низьких температур на емісію церкарій, було задіяно 8 екз. *L. stagnalis*. Експеримент проведено в різних варіантах. Склянки з молюсками (3 екз.), які виділяли церкарій *P. elegans*, тримали в холодильнику 3 доби, далі їх утримували в умовах кімнатної температури. Після завершення експерименту, на 7 добу, проведено розтин молюсків і підраховано кількість спороцист та число зрілих церкарій в одній спороцисті. В іншому варіанті склянки з молюсками (5 екз.), які виділяли церкарії трематод *O. ranae*, *P. elegans* та *E. aconiatum*, поміщали в холодильник на 1 год, після чого їх тримали в умовах кімнатної температури для подальшого спостереження за емісією церкарій. Незаражених молюсків у другому та третьому експерименті не було.

У четвертому експерименті, метою якого було вивчення тривалості життя церкарій *O. ranae* та *P. elegans*, використані личинки, які вийшли з *L. stagnalis*, задіяних у другому експерименті, з 10:00 до 12:00 год. Церкарії в чашках Петрі утримували в термостаті ТС – 80М – 2 за різної температури: 14 – 16°C, 22 – 24 та 36 – 38°C, відповідно.

Методи гістологічних досліджень. Для гістопатологічних досліджень було відібрано гепатопанкреаси від молюсків *L. stagnalis*, *P. corneus* та *C. contecta* як вільні від паразитів, так і інвазовані партенітами й личинками трематод. Вплив

партеніт і личинок редіоїдних трематод (*E. aconiatum*) на гепатопанкреас *L. stagnalis* вивчали в динаміці, за різного ступеня інвазії. Для порівняння досліджували вплив спороцистоїдних трематод (*P. elegans*, *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800), *Cercariae viviparae* Zdun, 1961, *O. ranae*, *Cotylurus cornutus* (Rudolphi, 1808) на гепатопанкреас тих самих моллюсків за високого ступеня ураження. Зараженість моллюсків визначали за емісією церкарій (метод підрахунку церкарій описаний вище). За результатами експерименту (перший етап) ступінь важкості ураження гепатопанкреаса *L. stagnalis* партенітами та личинками трематоди *E. aconiatum* визначали згідно з прийнятою нами градацією. За слабкий рівень інвазії гепатопанкреаса *E. aconiatum* нами прийнято середньодобовий вихід церкарій не більше 1500; вихід від 1501 до 3000 церкарій вважали за середній (помірний); понад 3000 личинок – за високий (сильний) рівень інвазії. Такі середні показники емісії церкарій умовно можна вважати показниками інтенсивності інвазії особини. Після закінчення першого етапу експерименту гепатопанкреас вилучали з тіла моллюска та досліджували.

Для гістологічних досліджень відібрано гепатопанкреас від 60 екз. *L. stagnalis*, по 15 екз. кожної категорії (незаражені, зі слабким, середнім і високим зараженням) та *P. corneus* і *C. contecta* по 5 екз. із високим рівнем зараження. Матеріал фіксували в 10% водному розчині нейтрального формаліну. Дегідратацію та заливку в парафін проводили за загальноприйнятою методикою. Зрізи товщиною 6 – 8 мкм фарбували гематоксиліном та еозином (Меркулов, 1969; Горальский, 2005). Для диференціації ретикулярних та колагенових волокон застосовували фарбування за ван-Гізоном та за Келеменом (Меркулов, 1969; Келемен, 1971). Мікрофотографування проводили на мікроскопі Ахіоматер М 1. Фіксацію, постфіксацію, заливку в смолу (епон з аралдитом) для електронної мікроскопії проводили за загальноприйнятою методикою. Полімеризація відбувалася при температурі 56⁰С протягом 7 – 10 діб (Карупу, 1984). Після прицільної орієнтації на ультратомі «Reichert» виготовляли напівтонкі зрізи, які далі забарвлювали толуїдиновим синім і контрастували насиченим розчином уранілацетату на 70⁰С етиловому спирті та цитратом свинцю по 15 хв у кожному. Зрізи вивчали та фотографували з використанням електронного мікроскопа ПЕМ-125К.

Методи радіологічного дослідження. Радіометрію ¹³⁷Cs проб виконували за допомогою гамма-спектрометра АК-01С. Питома радіоактивність водоростей, моллюсків визначалась у Бк/кг сирової маси, донних відкладів – Бк/кг сухої маси. Радіоактивність води визначали в Бк/л. Відбір проб виконували за загальноприйнятими методами (Белов, 1987; Ковалёв, 1987; Яцык, Денисова, 1995).

Методи статистичної обробки результатів дослідження. Статистичну обробку даних виконано за загальноприйнятими методиками (Лакин, 1990) за допомогою пакета прикладних статистичних програм Statistica 6,0. Для порівняння трематодофауни використано індекси Чекановсько-С'єренсена (I_{cs}), Шимкевича-Сімпсона (Песенко, 1982), які обраховано із застосуванням програми статистичного аналізу даних PAST 1.91.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

ВЗАЄМОВІДНОСИНИ В СИСТЕМІ ПАРТЕНІТИ ТА ЛИЧИНКИ ТРЕМАТОД – ЧЕРЕВОНОГІ МОЛЮСКИ: ВИДОВИЙ РІВЕНЬ

Фауна партеніт і личинок трематод регіону (систематична частина)

Сучасний видовий склад трематодофауни молюсків водойм Українського Полісся. У 27 видів досліджених червононогих молюсків водойм Українського Полісся виявлено 61 вид трематод із 21 родини. Більшу частину (52 види) знайдених церкарій визначено до виду, 7 – до роду. Ці види наведено за системою, прийнятою для марит трематод (Искова, Шарпило, 1995). Лише 2 види були визначені за морфологією церкарій (Галактионов, 1998). До кожного з виявлених видів личинок наведено морфологічний опис, дані щодо розмірних характеристик, оригінальні рисунки та перелік проміжних і дефінітивних хазяїв. Уперше для фауни України зареєстровано новий вид трематоди *Cyathocotyle bithyniae* Sudarikov, 1974. Новими для території України є личинки ще 11 видів трематод (*Plagiorchis mutationis* (Panova, 1927), *Neoglyphe locellus* (Kossack, 1910), *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham, 1844), *Astiotrema trituri* (Grabda, 1959), *Astiotrema* sp., *H. asper*, *Echinostoma robustum* Yamaguti, 1935, *Echinostoma stanschinskii* Semenov, 1927, *Parasymphylodora parasquamosa* Kulakova, 1972, *Alaria alata* Goeze, 1788, *Lecithodolffusia arenula* (Creplin, 1825) Khotenovska), для регіону таких 22 види. Для виду *E. stantchinskii* вперше встановлено проміжних хазяїв, партеніти й церкарії цього виду знайдені в *P. corneus*, метацеркарії – у *Lymnaea danubialis* (Schranck 1803), а для *E. robustum* – уперше встановлено другий проміжний хазяїн – *P. corneus* та зроблено опис метацеркарії цієї трематоди. Для 16 видів трематод розширено коло проміжних хазяїв. Складено оригінальну таблицю для визначення церкарій трематод, виявлених у молюсків Полісся. Установлено, що найбільшою кількістю видів репрезентовані трематоди родин *Plagiorchiidae* (13 видів) та *Echinostomatidae* (12 видів), дещо менше *Notocotylidae* та *Diplosomidae* (по 4 види), разом вони становлять 54,1% від загальної кількості видів.

Поширення різних видів трематод у прісноводних червононогих молюсків поліських водойм. Розподіл видів трематод, виявлених в останні роки у молюсків із водойм Українського Полісся за показником індекса трапляння, є нерівномірним. Загалом його величина варіює від 1,64 (вид знайдений в 1-й водоймі, таких є 15) до 62,3% (*E. aconiatum* знайдений у 38-и водоймах). Проте переважну частку (78,7%) виявлених нами трематод (61 вид) становлять рідкісні види й такі, що трапляються нечасто. До першої категорії віднесено такі види, які були зареєстровані в одній – шести водоймах (індекс трапляння – менше 10%), до другої – види, індекс трапляння яких від 10 до 20%. Значну частку серед рідкісних видів становлять такі, які знайдені лише в одній водоймі (24,6%, від загальної кількості видів трематод). Лише 21,3% видів є звичайними в регіоні. Серед них можна виділити досить поширені (індекс трапляння 20,1–50%), таких є чотири види: *P. elegans*, *Echinoparyphium recurvatum* (Linstow, 1873), *Hypoderaeum conoideum* (Bloch, 1782) Dietz, 1909 та *C. cornutus*. У цій групі вирізняється *C. cornutus*, який поступається видам-домінантам за показником індекса трапляння (45,9%). До домінуючих у водоймах регіону трематод (трапляння перевищує 50%) можна віднести лише 3

види: *E. aconiatum*, *Echinostoma revolutum* (Fröhlich, 1802) Dietz, 1909, *O. ranae*. Майже всі звичайні для регіону види є паразитами птахів, найбільш мобільної групи дефінітивних хазяїв, лише один вид (*O. ranae*) є паразитом амфібій. Отже, особливості структури регіональної трематодофауни за показником індекса трапляння свідчить про збіднення видового складу трематод моллюсків більшості досліджених водойм.

Роль різних видів моллюсків-хазяїв у підтриманні циркуляції полігостальних видів трематод в умовах водойм регіону

Видовий склад моллюсків-проміжних хазяїв трематод, зареєстрованих в Українському Поліссі. Проведено аналіз видового складу знайдених у водоймах Полісся моллюсків-хазяїв, трематод як на стадіях партеніт, так і метацеркарій. З'ясовано, що переважна більшість (52 види трематод) зареєстровано саме на стадіях партеніт і церкарій, серед них 8 видів траплялись у моллюсків регіону і на стадії метацеркарій. Ще 11 видів трематод були зареєстровані лише в других проміжних хазяїв, тобто на стадії метацеркарій.

Відзначено, що метацеркарії звичайно мають значно ширшу специфічність до хазяїв, ніж партеніти тих же видів, і нерідко використовують у якості других проміжних хазяїв різних моллюсків, інших безхребетних – гідробіонтів та амфібіонтів із різних класів, зокрема й хребетних. В умовах регіону найширше коло моллюсків-хазяїв притаманне чотирьом найбільш поширеним тут видам ехіностоматид, паразитів птахів. Зокрема, *E. aconiatum* знайдено в 15 видів моллюсків, *E. revolutum* – у 12, *H. conoideum* та *E. recurvatum* – у 9 видів кожний. При цьому партеніти й церкарії зазначених видів були зареєстровані лише в 2 – 4 видів моллюсків. Загалом, переважна більшість партеніт і церкарій (30 (56%) видів) знайдена в регіоні лише в одного з видів моллюсків. Решта – 22 види (44%) можна розглядати як «полігостальні». Найчастіше трематоди реєстрували у двох видів моллюсків-хазяїв, таких було 16. По одному виду моллюсків мали п'ять та шість видів трематод, для двох та трьох видів зареєстровано три та чотири види моллюсків-хазяїв, у яких успішно розвивалися їх партеногенетичні стадії й продукувалися церкарії.

Аналіз видового складу моллюсків-хазяїв різних видів трематод показує, що найширше коло хазяїв має *O. ranae*, паразит амфібій, чи не найбільш поширений серед усіх зареєстрованих нами в прісноводних моллюсків трематод. Партеніти й церкарії цього виду знайдені в шести видів моллюсків, серед яких п'ять лімнеїд. Місце головного хазяїна посідає *L. stagnalis*, значення якого в підтриманні існування локальних популяцій *O. ranae* найбільше. Індекс трапляння цього виду трематод у *L. stagnalis* становив 46,2% (виявлені у 24 водоймах із 52, де знайдений цей вид моллюсків) та 39,34% (з усіх досліджених водойм) (рис. 2). Два види, *Lymnaea corvus* Gmelin, 1791 та *Lymnaea auricularia* (Linné, 1758), можливо, є звичайними хазяями *O. ranae* в регіоні, проте їхня роль значно менша. Індекс трапляння цієї трематоди для першого 42,86% (3 з 7 водойм) та 4,92% (з 61 водойми), *EI* – 0,35%, для другого відповідно 33,33% (1 з 3 водойм) та 1,64% (з усіх досліджених водойм), екстенсивність інвазії (*EI*) – 1,33%. Зараженість (*EI*) *Lymnaea lagotis* (Schrank, 1803) становила 2,41%, *Lymnaea atra* (Schrank 1803) – 0,35%, індекс трапляння *O. ranae* відповідно для обох – 1,64% (з 61 водойми). Ці види моллюсків зустрічаються

нечасто, їх роль незначна попри високу *EI*. Другорядне значення для здійснення циклу розвитку *O. ranae* має поширений у регіоні *P. planorbis*. Партеніти й церкарії цих трематод були виявлені в них лише один раз, індекс трапляння до загальної кількості обстежених водойм – 1,64%, *EI* лише 0,46%.

Досить широке коло хазяїв мають трематоди *N. attenuatus* (5 видів моллюсків), *E. recurvatum*, *H. conoideum* та *L. scotiae* (по 4 види моллюсків). У трематод *E. recurvatum* та *H. conoideum* переважне значення в циркуляції має *L. stagnalis*. У цього хазяїна індекс трапляння першого виду трематоди становив 9,62% (5 з 52 водойм), (8,2% з усіх досліджених водойм) за *EI* 2,38%, у другого виду – індекс трапляння був 13,46% (7 з 52 водойм) та 11,48% (з 61 водойми), *EI* при цьому – 0,23%.

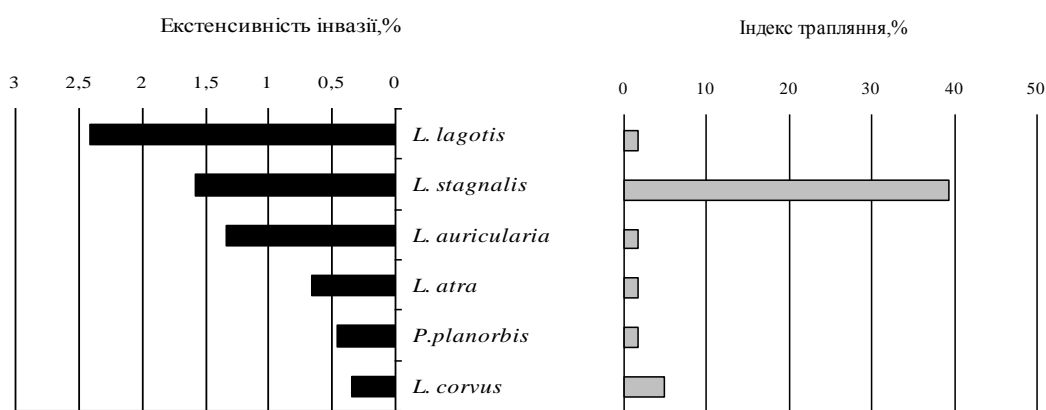


Рис. 2. Показники зараженості різних видів моллюсків трематодою *O. ranae*.

Інші два види, *N. attenuatus* та *L. scotiae* – це двохазяїнові трематоди, які не мають других проміжних хазяїв і, відповідно, стадії метацеркарія. Церкарії їх у зовнішньому середовищі перетворюються на адолескарії, інвазійні для остаточного хазяїна. З п'яти видів моллюсків, у яких знайдено *N. attenuatus*, чотири – лімнеїди. *L. ovata* заражений цією трематодою у двох водоймах, індекс трапляння 18,18% (2 з 11 водойм), (3,28%), *EI* – 2,59%. Певно цей вид має найбільше значення у поширенні *N. attenuatus*. Для інших трьох видів – *L. stagnalis*, *Lymnaea auricularia* (Linné, 1758), *Lymnaea patula* (Da Costa, 1778) індекс трапляння (з 61 водойми) лише 1,64% (одна водойма). Тільки в одній водоймі були заражені і *P. corneus*. Водночас для *L. scotiae* з чотирьох видів моллюсків-хазяїв ((*Anisus*) *spirorbis* (Linné, 1758), *Anisus septemgyratus* (Rossmäessler, 1835), *Segmentina nitida* (Müller, 1774), *P. planorbis*) чітко вирізняється останній. Індекс трапляння *L. scotiae* у *P. planorbis* 10,52% (3,28%), узагальнена *EI* – 14,66%. Інші три види планорбід були заражені цими трематодами лише в одній із водойм кожний. Проте якщо для *A. spirorbis* зареєстрована досить висока *EI* – 18,75%, то для *S. nitida* і *A. septemgyratus* цей показник значно нижчий – 3,92 та 4,24% відповідно.

Три види моллюсків-хазяїв (*L. stagnalis*, *Lymnaea palustris* (O.F.Müller, 1774), *L. corvus* має один вид трематоди, *P. elegans*, із трихазяїновим циклом, паразит птахів і ссавців, партеніти й церкарії якого були знайдені тільки в лімнеїд. Переважна роль в успішному здійсненні циклу розвитку цієї трематоди в регіоні належить *L. stagnalis*, індекс трапляння її в цих моллюсків – 23,08% (12 з 52 водойм)

та 19,23% (з 61 водойми), узагальнена *EI* – 1,89 %. Індекс трапляння *P. elegans* у *L. palustris* сягала 22,22% (2 з 9 водойм) та 3,28% (з 61 водойми), *EI* – 2,91%. Третій вид – *L. corvus* – був заражений лише в одній водоймі, індекс трапляння до загальної кількості обстежених водойм 1,64%, *EI* – 0,44%, роль останніх незначна.

Партеніти й церкарії *E. aconiatum* знайдені у двох видів молюсків – *L. stagnalis* та *L. palustris* (метацеркарії зареєстровані у 15 видів). Для першого виду хазяїв індекс трапляння *E. aconiatum* становив 48,07% (25 з 52 водойм) та 40,98% (з усіх досліджених водойм), *EI* – 0,81%. Індекс трапляння в *L. palustris* був 44,4% (4 з 9 водойм) та лише 6,56% (з 61 водойми), *EI* – 0,27 %. Такий поширений вид, як *E. revolutum*, на стадіях партеніт і церкаріїв знайдено в *L. stagnalis* та *P. planorbis*. Для першого виду хазяїв індекс трапляння був досить високий 44,23% (23 з 52), (37,71% з усіх водойм), за *EI* 1,24%. У *P. planorbis* індекс трапляння цієї трематоди дещо менший – 21,05 % та 6,56% відповідно, *EI* – 2,11%. Отже, переважна роль у циркуляції *E. aconiatum* та *E. revolutum* належить *L. stagnalis*. Партеніти й церкарії ще одного виду ехіностоматид – *E. stantschinskii* – знайдено в *L. stagnalis* та *P. corneus*. Проте для цього рідкісного в регіоні виду переважне значення має *P. corneus*, індекс трапляння якого був 4,35% (2 з 46 водойм) та 3,28% з 61 водойми за *EI* 2,63%. Натомість для *L. stagnalis* індекс трапляння цієї трематоди, знайденої один раз, становив 1,92% та 1,64%, відповідно *EI* – 0,89%.

У двох видів хазяїв-молюсків були також зареєстровані трематоди з двоухазяїновим циклом: *P. ichikawai* та *F. hepatica*. Перший виявлено у *P. planorbis* та *S. nitida*. З них перший вид був заражений у 6 з 19 водойм, у яких був виявлений (31,58%), другий у 3 з 4 водойм (75%). Індекс трапляння *P. ichikawai* (з 61 водойми) в першого виду молюсків 9,84%, другого – 4,92%, *EI* для обох видів хазяїв досягала 5,65% та 6,33%. Отже, *P. planorbis* має набагато більше значення в підтриманні існування *P. ichikawai* в регіоні. Дещо інша ситуація щодо *F. hepatica*. Значення обох видів лімнеїд (*Lymnaea subangulata* Roffiaen, 1868, *Lymnaea truncatula* (O. F. Müller, 1774)) як проміжних хазяїв цієї трематоди суттєво не відрізняється. В обох випадках показник індекс трапляння партеніт *F. hepatica* досить високий, 87,5% (7 з 8 водойм), (11,46% з усіх водойм) для *L. subangulata* та 100% (5 з 5 водойм) та 8,2% з усіх водойм для *L. truncatula*. *EI* першого виду – 17%, другого – 9,2%. Обидва види хазяїв відіграють важливу роль у поширенні *F. hepatica* в регіоні, хоч значення *L. subangulata* дещо переважає, урахувавши показники індекса трапляння до загальної кількості водойм та *EI*. Останнє підтверджують результати попередніх досліджень. Було встановлено, що на території Житомирського Полісся провідна роль у поширенні фасціолі належала *L. subangulata* (індекс трапляння 87,5%), тоді як *L. truncatula* відігравав другорядну роль та траплявся рідше, індекс трапляння 12,5% (Житова, 2003).

Також у двох видів хазяїв зареєстровано 7 видів трематод, які мають трихазяїнові цикли. З них виділяється *C. cornutus*, який є досить поширеним у регіоні. Проте із семи видів його молюсків-хазяїв партеніти цього виду зареєстровані лише у двох – *L. stagnalis* та *P. corneus*. У першого вони знайдені у двох водоймах, індекс трапляння 3,8%, (3,3% з 61 водойми), *EI* – 1,3%, тоді як у другого їх знайдено один раз, відповідно 2,17% (1,64%), *EI* – 1,69%.

В умовах Українського Полісся кількість видів молюсків – других проміжних хазяїв окремих видів трематод – може бути більше десяти. Найбільше таких видів серед ехіностоматид. Зокрема, метацеркарії *E. aconiatum* були зареєстровані в 15 видів молюсків із чотирьох родин (партеніти знайдені лише у 2 із них). Перше місце посідає *L. stagnalis* – індекс трапляння метацеркаріїв цих трематод 48,07% (25 з 52 водойм), індекс трапляння (з 61 водойми) 40,98%. Другим за значенням є *P. corneus* – індекс трапляння метацеркаріїв 26,08% (12 з 14 водойм) та 19,67% (з 61 водойми). У всіх інших видів молюсків, включно з такими досить поширеними видами, як *Bithynia tentaculata* (Linné, 1758) (10 водойм), *L. corvus* (7 водойм) метацеркарії цих трематод знаходили лише в одній водоймі. Досить багатий список других проміжних хазяїв також і в трематоди *E. revolutum* – 12 видів із 3 родин. Проте головна роль належить *L. stagnalis*, індекс трапляння 44,23% (23 з 52 водойм) та 37,71 % (з 61 водойми). Дещо менше значення мають *P. planorbis* і *P. corneus*, індекс трапляння відповідно 21,05% (6,56%) та 16,67% (6,56%). Зараженість ще шести видів молюсків реєстрували у 2 – 3 водоймах (індекс трапляння 3,27 – 4,92%), а трьох – лише в одній водоймі (індекс трапляння 1,64%). Участь цих видів у поширенні *E. revolutum* невелика.

Для *H. conoideum* та *E. recurvatum* зареєстровано по дев'ять видів молюсків – других проміжних хазяїв із чотирьох родин. Серед хазяїв метацеркаріїв першого виду головне місце посідає той самий *L. stagnalis*, індекс трапляння 15,38% (8 з 52 водойм) та 13,12% (з 61 водойми). Майже така ж зараженість *P. corneus*, індекс трапляння якого становить 17,39% та 13,12% (з 61 водойми). Дещо меншу роль відіграє *B. tentaculata*, індекс трапляння 10% та 11,64%. Деякі інші види лімнеїд також мають високі показники індекса трапляння, зокрема *Lymnaea ovata* (Draparnaud, 1805) – 36,36% (4 з 11 водойм), а *L. palustris* – 33,35 (3 з 6 водойм), однак індекс трапляння (до загальної кількості водойм) значно менший – 6,56% та 4,92% відповідно. Роль *V. viviparus* можна оцінити як другорядну, індекс трапляння 11,11% та 3,28% (з 61 водойми). Решта видів, *L. corvus*, *P. planorbis* та *C. contecta* були заражені метацеркаріями *H. conoideum* лише в одній із досліджених водойм (1,64%). Подібний розподіл за видами хазяїв і в *E. recurvatum*.

Метацеркарії *O. ranae* були знайдені у двох видів молюсків. Серед них більш заражені *L. stagnalis*, індекс трапляння 55,77%, та 47,54%. Натомість *P. corneus* був заражений метацеркаріями *O. ranae* лише в одній водоймі з 46, індекс трапляння 1,64%. Трематоди *Echinoparyphium cinctum* (Rudolphi, 1802) та *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932, метацеркарії яких знайдені у двох та трьох видів молюсків, трапляються у регіоні рідко, у зв'язку з цим оцінити роль окремих видів хазяїв у їх поширенні важко.

Отже, розподіл партеніт певного виду трематод, специфічність яких до хазяїв, як правило, досить висока, визначає насамперед цей фактор, що виражає ступінь відповідності їх організму потребам паразитів для розвитку саме цих стадій. Екологічні фактори мають другорядне значення. Натомість метацеркарії, гостальна специфічність яких звичайно набагато ширша, зосереджуються переважно в особинах найбільш поширених у регіоні чи навіть конкретній водоймі видах молюсків – потенційних других проміжних хазяях цього виду трематод. Тобто в цьому разі переважає дія екологічних чинників, зокрема, визначальним фактором є

видовий склад угруповань молюсків та їх кількісне співвідношення, що опосередковано пов'язано з гідрологічними умовами, характером біоценозу та зумовлює більшу чи меншу ймовірність зустрічі особин паразитів і хазяїв. Ці ж фактори визначають видовий склад хазяїв на регіональному рівні й відповідно особливості досліджуваного регіону порівняно з іншими.

На місцевому (локальному) рівні завжди виявляється певна приуроченість полігостальних видів паразитів, якими є більшість видів трематод на всіх стадіях циклу розвитку до тих чи інших видів молюсків-хазяїв. Майже в усіх випадках, коли певний вид трематод на тій чи іншій стадії розвитку був виявлений у кількох видів молюсків, можна розрізнити й кілька категорій цих хазяїв, серед яких можуть бути головні (першорядні), звичайні, другорядні, допоміжні та випадкові. Формується певна система «паразит – хазяїн», у становленні якої відіграють роль специфічності до хазяїв та екологічні чинники.

Видове різноманіття партеніт і личинок трематод у певних видів молюсків, поширених у водоймах регіону. Провідна роль у підтримці видового різноманіття трематод та їх поширенні в регіоні належить легенеvim молюскам. У них виявлено трематоди 47 видів 13 родин, а в передньозябрових значно менше – 20 видів 11 родин. Спільними для обох груп молюсків є лише метацеркарії 5 видів трематод (*E. revolutum*, *E. recurvatum*, *E. aconiatum*, *H. conoideum* та *Asymphyloglora imitans* (Mühling, 1898). Місце, яке займає той чи інший вид трематод у паразитичних угрупованнях певного виду молюсків, може бути різним.

Значення різних таксономічних груп молюсків у підтриманні циркуляції трематод хребетних в умовах Українського Полісся також неоднакове. Визначальними в цьому разі є екологічна пластичність певного виду, що, зі свого боку, зумовлює поширення та чисельність його у водоймах регіону. Серед легневих молюсків у циркуляції трематод виділяється *L. stagnalis*, який є найбільш чисельним у регіоні і знайдений у водоймах усіх типів. У цього молюска зареєстровані партеніти і церкарії 17 та метацеркарії 9 видів трематод. Домінують *E. aconiatum*, *O. ranae*, та *E. revolutum*. Індекс трапляння цих трематод становить 48,07, 46,15 і 44,23%. Три види (*H. cylindracea*, *P. elegans* та *H. conoideum*) можна вважати субдомінантними (індекс трапляння 15% і більше). До груп звичайних паразитів *L. stagnalis* у регіоні належать чотири види: *E. recurvatum*, *C. cornutus*, *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) та *Tetracotyle* sp. (близько 10%). Ще 3 види (*Plagiorchis loricola* Skrjabin, 1924, *L. nigrovenosus*, *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928) – рідкісні (3,85%), а решта вісім видів – випадкові паразити цих молюсків (знайдені по одному разу). Узагальнена EI молюсків церкаріями та метацеркаріями трематод була 4,78 і 1,25% відповідно.

Дещо менше значення в підтриманні видового різноманіття трематод у гідробіоценозах водойм регіону мають *L. ovata*, узагальнена EI церкаріями 2,56%, метацеркаріями – 0,89%, *L. auricularia* – 2,03 та 3,05%, *L. palustris* – 1,81 та 0,56%, *L. corvus* – 0,49 та 3,52% відповідно. У них зареєстровано 2 – 6 видів церкарій та 3 – 5 видів метацеркарій. Також важливу роль у циркуляції трематод відіграють звичайні у водоймах Полісся *P. corneus* (церкарії 12 та метацеркарії 9 видів) і *P. planorbis* (14 та 5 видів). Узагальнена EI *P. corneus* церкаріями була 1,37% і метацеркаріями 4,41%, *P. planorbis* – 9,74 та 0,49% відповідно.

Серед передньозябрових молюсків провідна роль у циркуляції трематод належить *B. tentaculata* та *V. viviparus*. Найбільшу кількість трематод (церкарії 4 та метацеркарії 8 видів) зареєстровано в *B. tentaculata*. У цього хазяїна домінують *C. verrucosa* (50%), *P. medians* та *P. oligoon* (по 30%). Дещо менше значення має *V. viviparus*, у якого знайдено церкарії 4 та метацеркарії 6 видів. У *V. viviparus* найбільший індекс трапляння зареєстровано для *Neoacanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854) (38,89%). Узагальнена *EI* *B. tentaculata* церкаріями становить 6,58%, метацеркаріями – 1,88%, *V. viviparus* – 0,73 та 3,35%.

Отже, досліджені види молюсків відіграють досить різну роль у циркуляції трематод Українського Полісся. Найбільшу кількість видів трематод серед молюсків зареєстровано в *L. stagnalis*. Роль *L. stagnalis* як проміжного хазяїна трематод буде посилюватись, що обумовлено його екологічною пластичністю. Роль передньозябрових молюсків порівняно з легеневиими другорядна.

Особливості таксономічної структури регіональної трематодофауни прісноводних черевоногих молюсків. У 40 видів молюсків (родини Lymnaeidae, Bulinidae, Planorbidae, Bithyniidae та Viviparidae) регіону до наших досліджень зареєстровано 62 види трематод, із яких 53 ідентифіковано до видового рівня, 7 – до роду, 2 – до родини, а також 73 личинкові форми визначено за морфотипами церкарій (Здун, 1961, 1962; Черногоренко, 1958, 1983; Мереминский, 1972; Стадниченко, 1976, 1983, 1990, 1993, 2006, 2012; Куницький, 1996; Астахова, 2002; Уваєва, 2007). Разом за узагальненням власних досліджень і літературних даних на цей час у водних черевоногих молюсків Українського Полісся зареєстровано 88 видів трематод. Нашими даними доповнено видовий склад личинок трематод регіону (22 види). Водночас, не було знайдено 26 видів трематод.

Порівняння власних даних із результатами інших дослідників, які вивчали трематод водних черевоногих молюсків Полісся переважно у 1950–60-х роках, виявило суттєві відмінності видових списків трематод. Отримані дані свідчать не тільки про збіднення видового різноманіття трематод у регіоні, зменшилася частота трапляння більшості видів та екстенсивність інвазії молюсків у водоймах. З 52 видів знайдених трематод, 29 були виявлені лише в одній із досліджених водойм, із них 7 видів (11,48%) траплялися лише по одному разу. У переважній більшості випадків встановлено низьку екстенсивність зараження молюсків (0,02 – 10%). Таксономічна структура регіональної фауни трематод молюсків суттєво не змінена порівняно з даними попередніх дослідників (Здун, 1961; Черногоренко, 1983; Астахова, 2002; Стадниченко, 1976, 1983, 1990, 2006). Це дало підстави об'єднати відповідні наші й літературні дані. Аналіз узагальнених результатів свідчить, що основою регіональної трематодофауни молюсків є види з родин *Plagiorchiidae* (13 видів) та *Echinostomatidae* (12 видів), що становить 21,31 і 19,67 % від усієї кількості виявлених личинок трематод. Досить велика частка належить видам із родин *Notocotylidae*, *Monorchidae* та *Diplosomidae* (по 4), дещо менше видів із родин *Strigeidae* та *Haematolechidae* (по 3). Багато родин (*Diplodiscidae*, *Opisthorchiidae*, *Leucochloridiomorphidae*, *Prostogonimidae*, *Cathemasiidae*, *Alariidae*, *Cyathocotylidae*, *Cyclocoelidae* та *Prohemistomatidae*) представлено лише одним видом. Відзначено, що видовий склад виявлених нами церкарій лише частково відповідає видовому складу трематод, зареєстрованих у всіх тварин дослідженого регіону. Зокрема, із 25

родин, зареєстрованих тут у хребетних тварин (Искова, Шарпило, 1995) у зібраному матеріалі репрезентовано 21 родину, що становить 84%. Порівняння трематодофауни молюсків Українського Полісся з південними регіонами України, що є досить добре вивченими (Крим та Північне Приазов'я), виявило суттєву відмінність ($Ics = 0,41$).

Узагальнення відомостей про трематодофауну черевоногих молюсків України загалом, показало, що на цій території зареєстровано 249 видів трематод. Для такого великого регіону, який охоплює кілька географічних зон, характерне більше різноманіття на рівні родин, яких зареєстровано 29, і відповідно менша частка припадає на домінуючі родини: *Echinostomatidae* (14 видів), *Diplostomidae*, *Strigeidae* та *Plagiorchiidae* (по 13 видів), що становить 13,21 та по 12,26 %. Відзначено, що частка видів, які знайдено на Поліссі, у загальному списку трематод прісноводних черевоногих молюсків України становить 75,45%.

Проведено порівняння видового складу личинок трематод черевоногих молюсків Українського Полісся із суміжним Білоруським Поліссям. Установлено, що видові списки трематод обох регіонів досить подібні ($Ics = 0,53$). Здійснено й порівняльний аналіз трематодофауни прісноводних молюсків із водойм Українського Полісся та суміжних країн Центральної Європи. Відзначено, що більшість виявлених видів трематод характерні для Європи загалом.

Отже, у результаті проведених досліджень та аналізу таксономічної структури фауни трематод черевоногих молюсків різних регіонів України, країни загалом, Білорусі та Центральної Європи з'ясовано, що найбільш численними у видовому відношенні є родини *Echinostomatidae*, *Plagiorchiidae*, *Diplostomidae* та *Strigeidae*. Видова й кількісна перевага цих родин порівняно з іншими, на нашу думку, обумовлена таксономічним складом проміжних і дефінітивних хазяїв. Це дає підстави вважати, що фауна трематод прісноводних черевоногих молюсків Українського Полісся є складовою частиною центрально-європейської фауни трематод.

ПОПУЛЯЦІЙНИЙ РІВЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ТРЕМАТОД І МОЛЮСКІВ

Динаміка вікової структури локальних популяцій фонових видів молюсків та вплив її на зараження їх партенітами і личинками трематод.

Детальний розгляд динаміки взаємодії популяцій трематод і молюсків проведено на матеріалах від двох найбільш поширених у водоймах регіону видах: *L. stagnalis* та *P. planorbis*.

Система «партеніти і личинки трематод – *L. stagnalis*». Протягом 2005 – 2007 рр. досліджено дві популяції *L. stagnalis* із водойм різного типу – меліоративного каналу та мочажини. За висотою черепашки особини молюсків в обох популяціях розподілилися на три вікові групи, що відповідають генераціям поточного, минулого та позаминулого років.

У популяції з меліоративного каналу перша група представлена особинами з висотою черепашки 6 – 23,4 мм; друга – 23,5 – 33,9 мм; третя – молюсками з висотою черепашки 34 – 48 мм. Аналіз загальної вибірки *L. stagnalis* за час спостережень показав, що 39,6% становлять молюски, які належать до першої, 32,4% до другої та 28% до третьої вікової групи. У популяції *L. stagnalis* з мочажини

за загальною вибіркою перша вікова група складається з особин із висотою черепашки 7,9 – 22,3 мм (генерація поточного року) – 44,8%; друга – 22,4 – 32,9 мм (генерація минулого року) – 37,9%; третя представлена молюсками з висотою черепашки 33 – 47,9 мм (генерація позаминулого року) – 17,3%. Щільність поселення молюсків змінювалась у межах 4,33 – 27 екз/м².

Популяція *L. stagnalis* із мочажини порівняно з меліоративним каналом відрізняється більшою гетерогенністю з явним домінуванням особин генерації поточного року й невеликою часткою найстарших особин, відмирання яких відбувається, очевидно, швидшими темпами. В обох популяціях *L. stagnalis* відбувається поступове природне зменшення частки молюсків зі збільшенням їхнього віку.

Паразитофауна *L. stagnalis* із меліоративного каналу представлена 5 видами трематод: *E. revolutum*, *E. aconiatum*, *P. elegans*, *H. conoideum*, *O. ranae*. За роки досліджень сезонна динаміка зараженості молюсків мала вигляд одновершинної кривої з максимумом у вересні ($10,97 \pm 1,8\%$) (рис. 3).

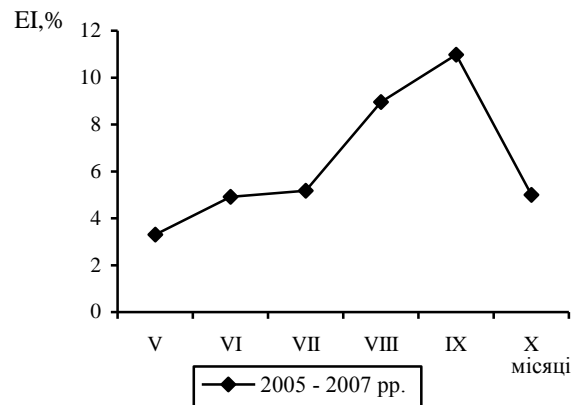


Рис. 3. Динаміка екстенсивності інвазії *L. stagnalis* партенітами й личинками трематод із меліоративного каналу (2005–2007 рр.).

Серед заражених особин 18,1% становлять *L. stagnalis* першої, 25% – другої та 56,9% – третьої вікових груп. Навесні, у травні, найбільш зараженими (60% усіх інвазованих) були молюски третьої вікової групи (особини позаминулого року), частка якої у популяції була 27,4% (рис. 4). Частка інвазованих молюсків другої вікової групи була 40%. Серед особин першої вікової групи (молоді молюски) заражених не виявлено. У літній період молюсків, інвазованих партенітами і личинками, трематод виявлено в усіх трьох вікових групах. Узагальнена EI за цей період становила 6,4%. Частка особин першої вікової групи серед усіх заражених становила 17%, другої – 18,6% та третьої – 64,4%. Восени на другу вікову групу припадає 29,8%, третю – 46,8%, хоча частка цих груп у загальній вибірці молюсків на цей період сягала 33,6 та 29% відповідно, у молюсків першої вікової групи знайдено лише 23,4% всіх інвазованих.

Молюски *L. stagnalis* із мочажини заражені 4 видами трематод: *E. revolutum*, *E. aconiatum*, *O. ranae* та *P. elegans*. Характер сезонної динаміки зараженості молюсків був подібним такому в меліоративному каналі. У середньому за три роки

вона мала вигляд одновершинної кривої, пік якої припадає на вересень ($6,54 \pm 1,38\%$).

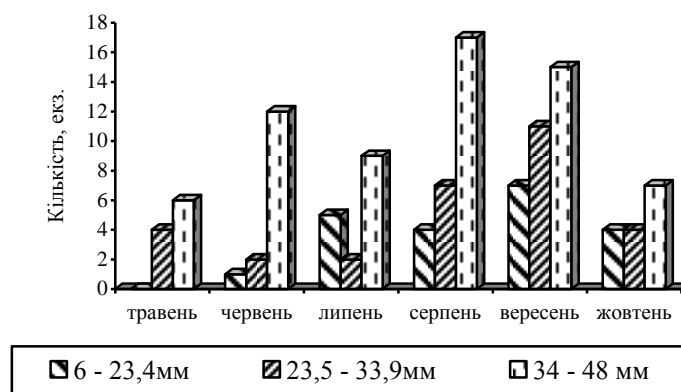


Рис. 4. Сезонний розподіл інвазованих *L. stagnalis* із меліоративного каналу за віковими групами (2005–2007 рр.).

У мочажині, як і в меліоративному каналі, зберігається нерівномірний характер розподілу заражених *L. stagnalis* за віковими групами. Найбільшу частку заражених особин (56,7%) відзначено в третій віковій групі. Відповідна частка інвазованих особин другої групи була 26,9%, першої – 16,4%. Відзначено, що вікова структура заражених *L. stagnalis* змінюється в часі. Протягом літньо-осіннього періоду, незважаючи на тенденцію щодо зменшення частки особин другої та третьої вікової груп у загальній вибірці, вони залишаються домінуючими серед заражених моллюсків. Заражені особини першої вікової групи виявлено влітку, їх частка збільшується до осені та в жовтні становить 28,6% серед усіх заражених моллюсків.

Система «партеніти і личинки трематод – *P. planorbis*». Аналіз вікового розподілу особин за діаметром черепашки також свідчить про неоднорідність вибірки та наявність трьох вікових груп *P. planorbis*. До першої групи (генерація поточного року) належать моллюски з діаметром черепашки 0,6 – 7 мм; друга група (генерація минулого року) – 7,1 – 10,9 мм; третя група (генерація позаминулого року) представлена особинами з діаметром черепашки 11 – 16 мм. У загальній вибірці 58,9% припадає на особин генерації поточного року, генерація минулого року – 22,1%, позаминулого року – 19%. Щільність поселення моллюсків у водоймі в різні сезони коливалася від 1,7 до 6,9 екз/м².

Моллюски *P. planorbis* з меліоративного каналу були заражені 5 видами трематод: *E. recurvatum*, *E. miyagawai*, *D. subclavatus*, *P. ichikawai*, *Notocotylus* sp. Сезонна динаміка зараженості *P. planorbis* за весь період дослідження мала однотиповий характер у вигляді двовершинної кривої з двома піками в червні ($7,27 \pm 1,43\%$) та вересні ($9,39 \pm 1,61\%$) (рис. 5).

Значення вікових груп *P. planorbis* як джерела інвазії дефінітивних хазяїв так само, як і в *L. stagnalis*, не збігається з їх часткою в структурі популяції й змінюється в часі інакше, ніж сезонні зміни вікової структури, проте залежно від них. У травні–серпні найбільш інвазованими є моллюски другої та третьої вікової груп (особини

минулого та позаминулого років), які становлять 2/3 від усіх заражених трематодами особин, хоча їх частка за цей період у вибірках становить 42,5%.

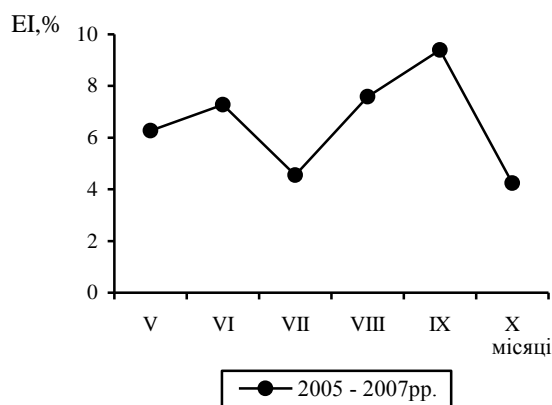


Рис. 5. Динаміка загальної екстенсивності інвазії паразитами й личинками трематод *P. planorbis* із меліоративного каналу (2005–2007 рр.).

Частка заражених особин першої вікової групи влітку становить лише 4,8%, в осінній період збільшується до 28,9%. Однак, більшу частину (71,1%) заражених молюсків в цей час становлять особини двох старших вікових груп, хоча їх частка у популяції – 38,3%.

Отже, незважаючи на домінування в популяціях молюсків особин генерації поточного року, переважна частина трематод зосереджена в найстаріших молюсках генерації позаминулого року. Саме ця частина популяції, яка становить найменшу її частку протягом усього сезону, відіграє провідну роль у підтриманні існування певних видів трематод у тій чи іншій водоймі та регіоні загалом і є головним джерелом зараження остаточно хазяїв.

Вплив трематодозної інвазії на поведінку молюсків. Одним із проявів зараження молюсків паразитами і личинками трематод є зміна їх поведінки (Юрлова, 2000). Досліджено розподіл по глибині мулу інвазованих молюсків двох видів (*L. stagnalis* та *P. corneus*) у водоймах різних типів (р. Тетерів; став, м. Житомир). З'ясовано, що співвідношення заражених і незаражених особин молюсків на поверхні мулу та в його товщі є неоднаковим. Восени, за екстремальних погодних умов, переважну частину молюсків, що знаходяться на поверхні мулу, становлять заражені особини ($p \leq 0,05$). Виявлено, що в листопаді EI особин, які знаходяться на поверхні мулу, є значно вищою ($p \leq 0,05$) порівняно з молюсками, які були в мулі. Загальна EI *P. corneus* та *L. stagnalis*, які знаходилися на поверхні мулу, становила 60 та 61,67% відповідно.

У ставу EI *P. corneus* із поверхні мулу становила 63,33%, тоді як із товщі мулу, на глибині 6 – 10 см, інвазованими виявилось лише 23,3%. Зокрема, серед особин *P. corneus*, що знаходилися на поверхні мулу, метацеркарії *C. cornutus* знайдені в 43,33%; паразити й личинки *Rubinstrema exasperatum* / *Neoglyphe locellus* complex у 6,67%, редії *E. aconiatum* у 10%, *N. attenuatus* у 3,33%. Відповідно в *P. corneus* із товщі мулу, EI метацеркаріями *C. cornutus* була лише 20%, а спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. – 3,33%. Інтенсивність інвазії (II) одного молюска

метацеркаріями *C. cornutus* на поверхні мулу становила в середньому 77 екз., у мулі – 9 екз. Різниця була вірогідно ($p \leq 0,05$) вищою. Індекс рясноти цієї метацеркарії в *P. corneus* із поверхні мулу 33,27, в особин із мулу – 0,87 екз. (рис. 6, 7).

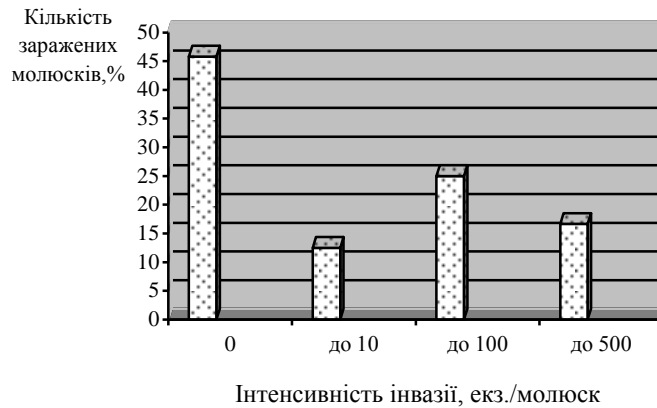


Рис. 6. Кількість *P. corneus*, зібраних із поверхні мулу, за ступенем інвазії метацеркаріями *C. cornutus*.

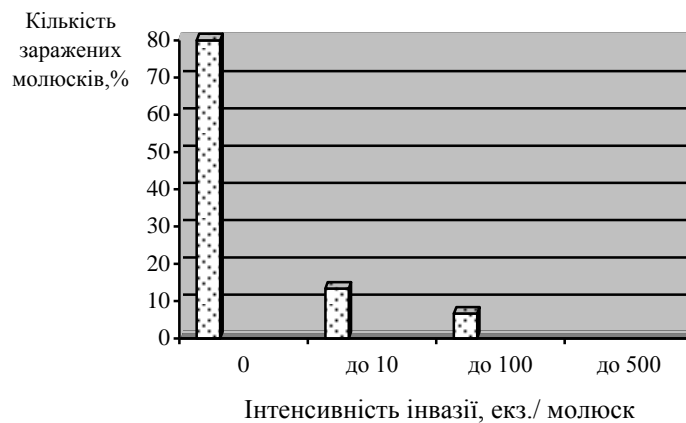


Рис. 7. Кількість *P. corneus*, зібраних у мулі, за ступенем інвазії метацеркаріями *C. cornutus*.

У р. Тетерів у *P. corneus*, зібраних із поверхні мулу, *EI* становила 56,60%, із них метацеркаріями *E. aconiatum* і *C. cornutus* по 6,67% та партенітами й личинками *Rubinstrema exasperatum/Neoglyphe locellus complex* – 43,3%. *EI* особин *P. corneus* в мулі (4 – 5 см) партенітами трематод становила 20%, із них 13,33% – спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. і 6,67% – редіями *Echinostomatidae* gen. sp.

Аналогічна картина спостерігається й у *L. stagnalis*. Так у ставу *EI* трематодами моллюсків, зібраних із поверхні мулу, становила 73,31%, із них 43,3% – *E. revolutum*, 23,3% – *O. ranae* та 6,67% – *A. gracillis*. *EI* *L. stagnalis*, зібраних у мулі на глибині 7 – 10 см, партенітами трематод становила 40%, із них 20% – редіями *Echinostomatidae* gen. sp. та 20% – спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. У *L. stagnalis*, зібраних у р. Тетерів, *EI* на поверхні мулу становила 50%, із них 30% – *O. ranae* та 20% – *E. revolutum*. У моллюсків, знайдених у мулі на глибині 3 – 5 см, зараженість партенітами й личинками трематод становила 23,3%, із них 13,3% – спороцистами

Xiphidiocercaria sp., 3,3% – спороцистами й церкаріями *O. ranae* та 6,70% – редіями *Echinostomatidae* gen. sp. Відзначено, що зібрані на поверхні мулу *L. stagnalis* і *P. corneus* зі ставу та р. Тетерів мали більшу ($p \leq 0,05$) висоту та діаметр черепашки, ніж ті, які знаходились у мулі. Отже, у цей період більші за розміром і відповідно старші за віком молюски, які йдуть на зимівлю, сильніше заражені партенітами й личинками трематод, ніж молодші особини.

Відзначено, що при виході *L. stagnalis* на зимівлю їхня середня *EI* становила $46,67 \pm 4,56\%$, зокрема $56,67 \pm 6,39\%$ у ставу та $36,67 \pm 6,22\%$ у р. Тетерів. Середня *EI* *P. corneus* становила $40,83 \pm 4,49\%$, зокрема $43,33 \pm 6,39\%$ у ставу та $38,33 \pm 6,27\%$ у р. Тетерів. На поверхні мулу в р. Тетерів і ставу знаходилося 43,33 та 36,67% незаражених *P. corneus*, тоді як у мулі – 80 та 76,67%. Подібним було й розміщення *L. stagnalis* у досліджених водоймах. Відповідно, на поверхні мулу було 46,67 та 26,67% незаражених особин, тоді як у мулі – 77 та 60%.

На початку березня, після льодоставу, з початком виходу молюсків із зимівлі, відзначається тенденція до збереження відмінностей у розподілі заражених і незаражених молюсків на поверхні та в товщі мулу, хоча різниця показників не є вірогідною. Дані щодо зараженості молюсків навесні свідчать про загибель частини молюсків, особливо заражених, за період зимівлі. Паралельно за час зимівлі зменшується частка заражених особин серед тих, які знаходяться на поверхні мулу та спостерігається тенденція до вирівнювання часток заражених і незаражених молюсків. У ставу *EI P. corneus* на поверхні мулу становила 20%, в мулі на глибині 3 – 7 см ($4,9 \pm 0,23$ см) – 13,3%. Зокрема, серед особин молюсків із поверхні мулу метацеркаріями *C. cornutus* було заражено 10%, партенітами й личинками *N. attenuatus* – 6,67, спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. – 3,33%. В особин із мулу *EI* метацеркаріями *C. cornutus* була 6,67%, партенітами й церкаріями *N. attenuatus* – 3,33 та редіями *Notocotylidae* sp. – 3,33%, різниця не є вірогідною ($p > 0,05$). Водночас, *II P. corneus* метацеркаріями *C. cornutus* на поверхні мулу становила в середньому 30 екз., у мулі – лише 4 екз. Індекс рясноти відповідно був 3 та 0,27. У р. Тетерів зараженість *P. corneus* на поверхні мулу становила 20%, зокрема метацеркаріями *E. aconiatum* – 10%, редіями *Echinostomatidae* gen. sp. – 3,33% та спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. – 6,67%, а в мулі 1 – 6 см – 10%, із них метацеркаріями *C. cornutus*, спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. та редіями *Echinostomatidae* gen. sp. по 3,33%.

Дослідження розподілу інвазованих *L. stagnalis* показали, що весною в ставу *EI* особин на поверхні мулу становила 30%, зокрема спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. – 6,67%, метацеркаріями *E. aconiatum* – 13,33% та редіями *Echinostomatidae* gen. sp. – 10%. У мулі (3 – 7 см) зараженість *L. stagnalis* була 13,33%, зокрема редіями *Echinostomatidae* gen. sp. – 6,67%, спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. та метацеркаріями *E. aconiatum* по 3,33%. У р. Тетерів *EI L. stagnalis* на поверхні мулу становила 23,33%, зокрема спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. – 13,33%, редіями *Echinostomatidae* gen. sp. – 3,33% та метацеркаріями *E. revolutum* – 6,67%. *EI* особин із мулу (1 – 6 см) становила 13,3%, із них метацеркаріями *E. aconiatum* – 3,33% та спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. – 10%. Загалом навесні в досліджених водоймах 65,12 % особин інвазованих молюсків знаходилися на поверхні мулу, а в мулі лише 34,88%. Зокрема, у

р. Тетерів на поверхні мулу було 63,64% інвазованих *L. stagnalis*, у ставу – 69,23% моллюсків, у мулі – 36,36 та 30,77% відповідно. Така картина була характерною і для *P. corneus*. У р. Тетерів на поверхні мулу знаходилося 66,67% інвазованих особин *P. corneus*, у ставу – 60%, тоді як у мулі відповідно 33,33 та 40% моллюсків. Серед усіх моллюсків, які знаходилися на поверхні мулу, незаражені становили 76,67%, у його товщі – 87,5%. Зокрема, у р. Тетерів та ставу на поверхні незаражених *P. corneus* було 80%, у мулі – 90%. Таке розміщення було характерним і для незаражених *L. stagnalis*. У р. Тетерів та в ставу на поверхні знаходилося 77 та 70%, у його товщі – по 86,67%.

Відзначено, що моллюски *L. stagnalis* та *P. corneus*, зібрані як у мулі, так і на його поверхні, на відміну від осіннього періоду, були майже однакових розмірів ($P \geq 0,05$). Це, імовірно, обумовлено вибірковою загибеллю особин старшого віку, зокрема й тому, що переважна їх частина більш сильно заражена партенітами й личинками трематод, ніж особини меншого віку.

Заражені особини *L. stagnalis* та *P. corneus*, які знаходилися на поверхні мулу, мали переважно середній і високий ступінь ураження гепатопанкреаса, тоді як особини з товщі мулу – слабкий і середній. Так при виході на зимівлю серед заражених моллюсків на поверхні мулу знаходилося 58,9% особин із високим ступенем інвазії, 37,5 – з середнім та лише 3,6% – зі слабким ступенем. Серед моллюсків, зібраних із товщі мулу, переважали особини зі слабким ступенем інвазії (68,75% заражених), решта мали середній ступінь інвазії. При виході моллюсків із зимівлі серед заражених особин *L. stagnalis* і *P. corneus* на поверхні мулу 28,57% було із високим, 50% – із середнім та 21,43% – зі слабким ступенем інвазії. Водночас, серед заражених особин у мулі, 93,33% становили моллюски зі слабким та лише 6,67% – із середнім ступенем інвазії. Отже, за нашими даними, у досліджених водоймах із пізньої осені (листопад) до весни (березень) на поверхні мулу знаходиться переважна більшість інвазованих моллюсків. Є достатні підстави вважати, що зараження моллюсків личинками (церкаріями і метацеркаріями) трематод послаблює їхню здатність зариватися в мул. Такий характер розподілу призводить до збільшення ймовірності потрапляння трематод до остаточних хазяїв і завершення циклу розвитку паразитів.

ВЗАЄМОВІДНОСИНИ В СИСТЕМАХ «ТРЕМАТОДИ – МОЛЮСКИ» НА РІВНІ ОРГАНІЗМУ ХАЗЯЇНА

У розділі наведено результати дослідження емісії церкарій трематод із редіоїдним та спороцистоїдним типом розвитку, зокрема, впливу температури середовища та її добових коливань на цей процес. Встановлено залежність кількісних показників емісії церкарій від ступеня ураження гепатопанкреасу моллюсків партенітами трематод.

Періодичність і добовий ритм емісії церкарій різних видів трематод. Вивчено особливості добового ритму та періодичності виділення церкарій із моллюсків *L. stagnalis* і *P. corneus* на прикладі поширених видів трематод: *E. aconiatum*, *N. attenuatus*, *P. elegans* та *H. asper*. З'ясовано, що емісія церкарій *E. aconiatum* (тип циклу розвитку редіоїдний, триксенний, другий проміжний хазяїн – моллюски – паразит птахів) з *L. stagnalis* відбувалася цілодобово. Найбільша

кількість церкарій виходила в період з 8 до 12 год доби, з максимумом о 12 год ($4485,30 \pm 188,86$ екз.), з другої половини дня спостерігався спад виділення личинок. Меншу кількість церкарій зареєстровано з 24 до 4 год, мінімальна припадає на 2 год ($127,68 \pm 14,75$ екз.). Установлено, що для добової динаміки емісії цих церкарій характерним є одновершинний пік. За добу середня кількість церкарій становила $23386,04 \pm 1945,97$ екз. З однієї особи протягом п'яти діб спостереження виділялося $116930,2 \pm 9729,85$ екз. церкарій. Максимальну кількість личинок зареєстровано в першу добу спостережень ($2404,27 \pm 104,97$ екз.) (рис. 8). Починаючи з другої доби, відзначається тенденція зменшення кількості виділених церкарій. На п'яту добу вийшло $2260,56 \pm 107,53$ екз. Про наявність чіткого добового ритму виходу з молюсків церкарій *E. aconiatum* та негативного тренду в дні спостереження свідчать і результати аналізу часових рядів.

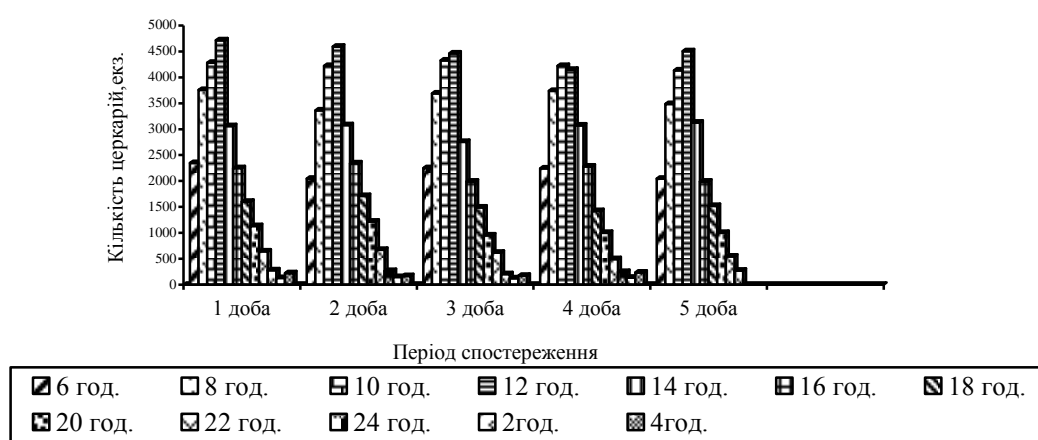


Рис. 8. Динаміка емісії церкарій *E. aconiatum*.

Добовий ритм емісії церкарій *N. attenuatus* (тип циклу розвитку редіоїдний, диксенний, адолескарій – паразит птахів) із *L. stagnalis* також має вигляд одновершинної кривої. Емісія личинок відбувається з 6 до 16 год., чітко виражений пік активності – о 10 год. дня ($369,96 \pm 52,97$ екз.). Після 16 год вихід личинок з організму молюсків не зареєстрований. Максимальна кількість церкарій виділялася на другу добу дослідження ($184,13 \pm 42,51$ екз.), мінімальна – на п'яту ($66,8 \pm 21,11$ екз.) (рис. 9), коли вийшло з молюска у 2,43 рази менше личинок, порівняно з першою добою ($p \leq 0,05$). Аналіз часового ряду свідчить про чітко виражений негативний тренд. Одним молюском за добу виділено $785,52 \pm 223,09$ личинок, за п'ять діб спостережень емісія становила $3927,60 \pm 1115,46$ екз.

Досліди з церкаріями трематоди *P. elegans* (тип циклу розвитку спороцистоїдний, триксенний, другий проміжний хазяїн – комахи, ракоподібні, молюски – паразит птахів і ссавців) показали, що вихід церкарій із *L. stagnalis* триває з 6 до 24 год, зростаючи до максимуму о 12 год ($276,6 \pm 90,51$ екз.), а далі швидко зменшується. Найбільшу кількість церкарій зареєстровано на другу добу спостережень – $63,14 \pm 22,09$ екз. У цього виду також спостерігається негативний тренд показників емісії за час експерименту. З однієї особи молюсків за добу вийшло $475,52 \pm 190,55$ екз., за три – $1426,60 \pm 571,65$ екз.

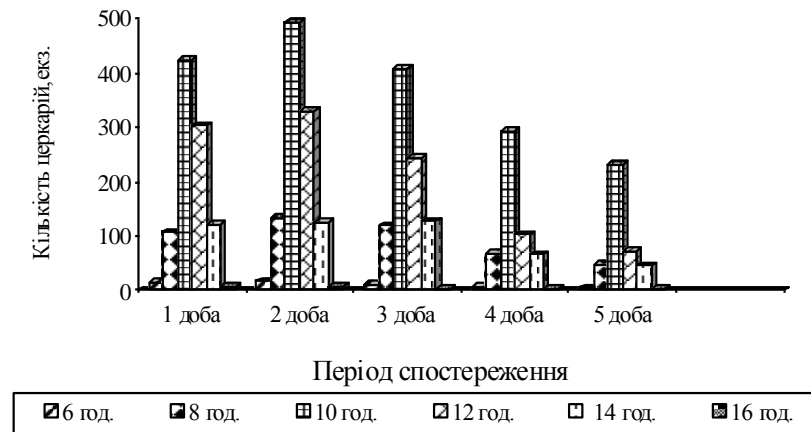


Рис. 9. Динаміка емісії церкарій *N. attenuatus*.

Емісія церкарій *H. asper* (цикл розвитку спороцистоїдний, триксенний, другий проміжний хазяїн – водні комахи – паразит жаб) з *P. corneus* відбувається з 6 до 19 год, максимум, $23,64 \pm 1,67$ екз., припадає на 14 год. Кількість церкарій, виділених одним молюском за добу, становила $83,72 \pm 13,74$ екз., за п'ять – $418,60 \pm 68,55$ екз. Найбільшу кількість церкарій зареєстровано в першу добу спостережень ($17,50 \pm 1,99$ екз.). Починаючи з другої доби, кількість личинок зменшується, досягаючи мінімуму ($9,6 \pm 0,61$ екз.) на п'яту добу експерименту (рис. 10). Це підтверджується й результатами аналізу часового ряду, згідно з якими динаміка виділення з молюсків церкарій характеризується чітко вираженим негативним трендом.

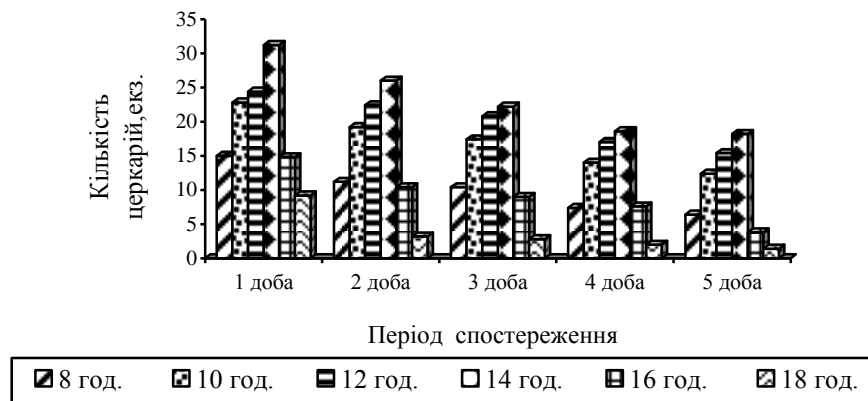


Рис. 10. Динаміка емісії церкарій *H. asper*.

Отже, добова емісія церкарій *E. aconiatum*, *H. asper*, *P. elegans* та *N. attenuatus* має циркадний характер з одним піком виходу личинок у день. Максимальний вихід церкарій редіоїдних (*E. aconiatum*, *N. attenuatus*) та спороцистоїдних трематод (*P. elegans*, *H. asper*) припадає на різні періоди доби, що обумовлено біологічними особливостями їхніх циклів розвитку, які сформувались у процесі еволюції та є певним пристосуванням паразита до життєдіяльності наступного хазяїна. Церкарії видів, другими проміжними хазяями яких є молюски, виділяються цілодобово (*E. aconiatum*). Якщо ж проміжними хазяями є переважно комахи, емісія

відбувається здебільшого в денні години (*P. elegans*). У видів, метацеркарії яких оселяються тільки в комах, церкарії полишають молюсків виключно у світлу частину доби (*H. asper*). Найкоротший термін емісії, лише в першій половині дня, мають двохазяїнні трематоди, які формують адолескарій (*N. attenuatus*).

Вплив температури середовища на емісію церкарій трематод. Результати експерименту свідчать, що провідну роль у визначенні характеру емісії церкарій як спороцистоїдних (*P. elegans*, *O. ranae*), так і редіоїдних трематод (*E. recurvatum*, *E. aconiatum*) відіграє температура середовища. Підвищена температура є стимулюючим чинником виходу церкарій з організму молюсків. З'ясовано, що при температурі 34 – 36°C емісія церкарій зазначених видів трематод з організму *L. stagnalis* не припиняється. Необхідно відзначити, що підвищення температури середовища не завжди зумовлює збільшення кількості виділених церкарій з організму молюсків. За даними Д. І. Райшите (Райшите, 1968), при підвищенні температури до 28 – 30°C кількість виділених церкарій *Apatemon gracilis minor* з організму *L. stagnalis* збільшувалася, а при температурі 30 – 34°C, навпаки, зменшувалася. З'ясовано, що поєднана дія високої температури середовища (як і її значне зниження) та трематодозної інвазії можуть призвести до загибелі інвазованих молюсків, насамперед особин із високим ступенем інвазії.

Відзначено, що за однакового температурного режиму вихід церкарій з *L. stagnalis* залежить від видової належності трематод, які відрізняються середньою добовою продуктивністю личинок. Установлено, що, незважаючи на велику кількість зрілих церкарій у спороцистах, саме температура води та повітря визначає динаміку емісії церкарій. Температурні преферендуми для різних видів трематод варіюють. Процес дозрівання та емісії церкарій *P. elegans* може відбуватися при температурі 8 – 11°C, подальше її зниження до 5 – 6°C призупиняє вихід личинок із молюсків. Ураховуючи підвищення середньорічних значень температури середовища та подовження терміну плюсових температур, зауважимо, що період емісії церкарій цієї трематоди буде збільшуватися. Церкарії *O. ranae* порівняно з церкаріями *P. elegans* більш стійкі до дії як низьких, так і високих порогових значень температури середовища, і тривалість їхнього життя в зовнішньому середовищі значно більша. Можливо, це пов'язано з більшими розмірами личинок *O. ranae* порівняно з церкаріями *P. elegans*. Натомість для забезпечення успішної реалізації циклу розвитку трематод, скорочення терміну життя личинок зі збільшенням температури середовища компенсується збільшенням їхньої кількості, що, передусім, є важливим для забезпечення можливості контакту з другим проміжним хазяїном.

Емісія церкарій трематод як показник ураженості молюсків і ступеня патогістологічних змін у їх гепатопанкреасі. Проведені гістологічні та електронно-мікроскопічні дослідження гепатопанкреасу *L. stagnalis*, інвазованих партенітами й личинками трематоди *E. aconiatum*, показали, що характер гістопатологічних змін у мікроструктурі цього органу залежить насамперед від інтенсивності інвазії, патологічні зміни мають локальний характер, ступінь їх прояву зменшується з віддаленням від ділянки, у якій безпосередньо локалізуються паразити.

Установлено, що при слабкому ступені інвазії мікроструктура гепатопанкреаса майже не змінюється. Статистично вірогідної різниці в розмірі поперечника часточок гепаторпанкреасу молюсків порівняно з неінвазованими особинами не встановлено ($p \geq 0,001\%$). Печінкові та вапнякові клітини не втрачають свої форми й будови. Просвіт часточки не змінений. При середньому та високому ступені інвазії реєструються значні зміни мікроструктури гепатопанкреасу. За середнього ступеня інвазії мікроскопічні зміни структури гепатопанкреасу добре виражені. Вони зумовлені збільшенням кількості партеніт у міжчасточковій сполучній тканині, які здавлюють часточки, і форма їхня змінюється на полігональну. Поперечник їхній ($0,13 \pm 0,01$ мм) зменшується ($p \leq 0,001\%$), порівняно з таким у неінвазованих молюсків, зменшується і їхній просвіт. Окремі печінкові клітини знаходяться у стані руйнації, відбувається фрагментація ядра та процеси лізису. Їх ядра зміщуються в апікальну частину. Такі клітини мають багатогранну або зірчасту форму. Відзначено розпад клітин на фрагменти – утворення клітинного детриту. Вапнякові клітини залишаються без змін. Збільшується й ширина міжчасточкових проміжків, у яких знаходяться партеніти. Волокниста сполучна тканина стає більш щільною. Її волокна розміщені навколо партеніт і формують своєрідні капсули. Між волокнами помітні паличкоподібні ядра клітин-фіброцитів. При високому ступені інвазії посилюються деструктивні зміни мікроструктури цього органа. Оточені сполучнотканинними капсулами партеніти та личинки *E. aconiatum* розташовані групами у всіх ділянках гепатопанкреасу. Патологічний стан гепатопанкреасу проявляється тотальною атрофією часточок, що зумовлює порушення його функцій. Не зруйновані поодинокі часточки здавлені, просвіт їхній щілиноподібний, в окремих зовсім закритий. Поперечник таких часточок становить $0,12 \pm 0,01$ мм, що менше за їхній розмір у нормі ($p \leq 0,001\%$).

Результати електронно-мікроскопічних досліджень гепатопанкреаса у *L. stagnalis* за високого ступеня ураження партенітами й личинками *E. aconiatum* свідчать про розростання волокнистої сполучної тканини не тільки між часточками гепатопанкреасу, але й між вапняковими та печінковими клітинами. Незруйновані печінкові клітини мають нечітку структурованість плазматичної мембрани та велику кількість вакуолей. Ядро в деяких із них має плямистий вигляд завдяки утворенню скупчень гетерохроматину, в інших воно електронно прозоре, оболонка фрагментована або відсутня, може відбуватися каріорексис. Ядерце зміщене до одного з полюсів ядра або не виявляється. Зменшується вміст гетерохроматину. Цитоплазма містить поодинокі органели та велику кількість електроннощільних гранул. Виявлено клітини на останніх стадіях руйнації, про що свідчить наявність деструктурованих ядер і вакуолізація цитоплазми. Між клітинами часточок помітні фрагменти зруйнованих печінкових клітин і клітинний детрит. У більшості вапнякових клітин цитоплазма суттєво зменшена в розмірі й тонкою смужкою оточує ядро, яке набуває неправильної, витягнутої форми внаслідок інвагінацій. В окремих вапнякових клітинах ядра зменшені, розміщені маргінально. Як правило, такі ядра мають випинання, що дає підстави вважати про їх перебування у процесі каріорексису. Скупчення гетерохроматину спостерігається по всій нуклеоплазмі. Крайнім проявом деструктивних змін у вапнякових клітинах є процеси вакуолізації та каріолізису їхніх ядер, зменшення кількості гетерохроматину, зникнення ядерця,

нуклеоплазма стає електронно прозорою. Електронно ущільнена цитоплазма утворює мікроклазматозні вирости, які відокремлюються від клітин, що призводить до їх зменшення. Водночас, є вапнякові клітини зі збільшеним об'ємом цитоплазми та зміненим ядерно-цитоплазматичним відношенням. Цитоплазма таких клітин помірної електронної щільності, містить дрібні вакуолі з гранулами та без них. Мітохондрії мають лізований матрикс і кристи. Наявність значної кількості вапнякових клітин із незначним об'ємом цитоплазми, у якій гранули відсутні, дає підстави вважати, що процеси синтезу та секреції в них при високому ступені інвазії знижені порівняно з нормою (неінвазовані молюски).

У *L. stagnalis*, *P. corneus* та *C. contecta* за високого ступеня інвазії партенітами й личинками трематод групи «*Xiphidiocercaria*» (*H. asper*, *P. elegans*, *H. cylindracea*, *C. viviparae*) та групи «*Furcocercaria*» (*C. cornutus*) зміни мікроструктури гепатопанкреасу мають такий же характер, як і у молюсків, інвазованих *E. aconiatum*. Проте, зміни не такі значні, не завжди реєстрували суцільне руйнування часточок і міжчасточкової сполучної тканини.

Порівняння патогенного впливу *P. elegans* та *E. aconiatum* на гепатопанкреас *L. stagnalis* за високого ступеня інвазії на електронномікроскопічному рівні також підтверджує, що характер деструктивних змін у печінкових і вапнякових клітинах гепатопанкреасу має однакову спрямованість. Проте ступінь виразності деструктивних змін у часточках гепатопанкреасу молюсків, інвазованих *P. elegans*, значно менший, зокрема, відсутні повністю зруйновані печінкові та вапнякові клітини. У ядрах печінкових клітин переважає гетерохроматин, який у вигляді скупчень розташований як маргінально, так і по всій нуклеоплазмі. Цитоплазма варіює за розмірами, містить незначну кількість органел. Вапнякові клітини різняться за об'ємом цитоплазми. Їхні ядра мають дещо більшу електронну щільність, ніж печінкових клітин. Кількість включень навіть у великих за об'ємом клітинах не значна. Суцільного розростання колагенових волокон між клітинами часточок не виявлено.

Отже, характер змін мікроструктури гепатопанкреасу молюсків визначає інтенсивність інвазії, а ступінь патологічних змін залежить від типу партеногенетичних стадій певних видів трематод.

ЕКОЛОГО-ПАРАЗИТОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛІСЬКИХ ВОДОЙМ РІЗНОГО ТИПУ

Екологічні аспекти функціонування системи «трематоди – червоногі молюски». У розділі наведено ландшафтно-біотопічний опис та гідрологічну характеристику 61 дослідженої водойми. Описуючи гідроценози водойм, керувалися прийнятою в гідробіології класифікацією континентальних водних об'єктів (Константинов, 1986).

Особливості трематодофауни молюсків водойм різного типу. Установлено, що більшість обстежених водойм характеризуються низьким видовим різноманіттям молюсків. Максимальну кількість видів молюсків зареєстровано в меліоративному каналі № 7 (Житомирської обл.) – 10 видів, в оз. Світязь (Волинської обл.) – 8 видів, у болоті № 1 (с. Валер'янівка Волинської обл.), у р. Кремна (Житомирської обл.) та заплаві р. Псел (Сумської обл.) – по 6 видів. Ці ж водойми характеризуються чи не

найбільшим різноманіттям трематод серед усіх досліджених (від 7 до 15 видів). Однак й у водоймах із невеликим різноманіттям молюсків (2 – 4 види) може бути багатий видовий склад трематод (6 – 11 видів).

В обстежених нами водоймах *EI* молюсків партенітами й личинками трематод є різною. Найбільший рівень зараженості особин відзначено в болотах ($7,07 \pm 0,60\%$) і ставках ($6,32 \pm 0,23\%$) (рис. 11). Проведено аналіз подібності узагальнених списків видів трематод водойм різних типів. Виявилося, що у водоймах усіх 7 типів трапляються лише 2 види трематод, у 6 типах – 3 види, у 5 – 1 вид, у 4 – 6 видів, у 3 – 9 видів, у 2 – 13 видів, до одного типу приурочені 27 видів личинок трематод. Таким чином, лише 12 (27,3%) видів є досить поширеними в регіоні й трапляються у водоймах різних типів, усі інші зустрічаються нечасто. Така ситуація, на нашу думку, свідчить про певну «ненасиченість» фауни трематод водойм Полісся в сучасних умовах і значну роль випадковості у формуванні трематодофауни локальних популяцій молюсків навіть у багатьох річках.

Видовий склад, багатство видових списків локальних фаун, ступінь зараженості молюсків різних водойм одного типу також варіюють у широких межах. Зокрема, у річках зареєстровано від 2 до 14 видів партеніт і личинок трематод, а *EI* була від 2 до 36%. Проте для кожного типу водойми характерними є певні види трематод та особливості зараженості локальних популяцій молюсків. Такі особливості зумовлені гідрологією, складом гідробіоценозів, характером антропогенного впливу.

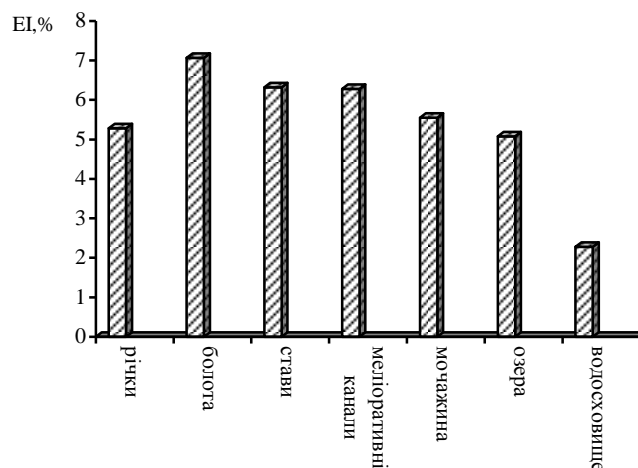


Рис. 11. Середня екстенсивність інвазії молюсків у досліджених водоймах різного типу (2004 – 2012 рр.).

Кількість видів та їх видовий склад, з одного боку, та *EI* з другого, варіюють незалежно. Порівняння видових списків трематод за індексом Чекановського-Сєренсена показало, що показники подібності змінюються у широких межах (0,16 – 0,64). Найбільш подібні між собою видові комплекси каналів і ставів ($I_{CS} = 0,64$).

Найбільше видів трематод знайдено у молюсків з рік та річок, це становить 72,1% (44 види) від загального списку трематод, що були знайдені в регіоні. З них 17 видів (38,6%) зареєстровані лише в молюсків із водойм цього типу.

Зіставлення видових списків трематод, знайдених у молюсків із водойм певних типів, і показників зараженості їх партенітами та личинками трематод показав, що головними резерватами більшості поширених у регіоні видів трематод є ріки та річки. Саме такі водойми забезпечують оптимальні екологічні умови для сталого існування локальних популяцій більшості видів трематод. Постійний чи тимчасовий зв'язок водойм інших типів із річищами відповідного річкового басейну забезпечують більш чи менш успішне потрапляння інвазійних стадій різних видів трематод, забезпечуючи певний рівень видового багатства трематод молюсків. Це зумовлює більшу подібність видових комплексів трематод річок, ставів і меліоративних каналів. Для ізольованих водойм (озера, болота) вирішального значення набуває фактор випадковості, що діє переважно у формі «ефекту засновника» подібно до невеликих ізольованих озер Карелії (Корнюшин, 2011). Більша частина з виявлених личинок трематод (38 видів) на фазі марити паразитує в птахів (із них 4 види відзначено і в ссавців, 1 вид – і в рептилій), 9 видів – в амфібій (із них 3 види відзначено і в рептилій), тільки в ссавців – 8 видів, риб – 3 види, рептилій – 1 вид. Аналіз поширення виявлених личинок трематод по групах їхніх дефінітивних хазяїв показав, що у всіх, без винятку, типах досліджених водойм домінують паразити, дефінітивними хазяями яких є птахи. Зокрема, більша частина (26 видів) із виявлених личинок трематод, які паразитують на стадії марити в птахів, поширені переважно в річках, найменше (4 – 5 видів) – в озерах, мочажині та водосховищі. Також у річках відзначено найбільше видове різноманіття личинок трематод (9 видів), що є паразитами амфібій, а найменше (1 – 2 види) їх виявлено в озерах, мочажині та Хрінниківському водосховищі. Максимальну кількість видів личинок трематод (5 видів), які на стадії марити паразитують у ссавців, виявлено в річках і ставах, найменше (1 – 2 види) – в озерах, мочажині та водосховищі. Личинки трематод, які на стадії марити є паразитами риб, виявлено в річках (2 види) і ставах (1 вид). Невелика кількість із виявлених видів личинок трематод (1 – 2 види), які на фазі марити паразитують у рептилій, знайдено у всіх типах досліджених водойм.

Отримані дані свідчать, що провідна роль у поширенні трематод належить птахам, які відрізняються екологічною пластичністю та різноманітністю трофічних зв'язків. Досить благополучно здійснюють свої цикли розвитку трематоди дрібних ссавців і види, спільні для диких і свійських копитних, а також трематоди, остаточною хазяями яких є амфібії та рептилії. Натомість риби задіяні в життєвих циклах лише п'яти видів трематод, а трематоди, остаточною хазяями яких є ці тварини, представлено лише трьома видами. Це підтверджує неблагополучний стан локальних популяцій риб у поліських водоймах. Отже, видовий склад трематод молюсків із водойм різного типу відображає особливості гелмінтофауни дефінітивних і проміжних хазяїв, що зумовлені екологічними особливостями водойм та ступенем антропогенного впливу на них.

Регіональний аспект формування системи «партеніти і личинки трематод – молюски» на видовому рівні. Порівняння видових списків трематод прісноводних черевоногих молюсків різних областей Українського Полісся виявило їх велику подібність. На Західному Поліссі (Волинська та Рівненська обл.) зареєстровано 40 видів, на Центральному Поліссі (Житомирська та Київська обл.) – 45 видів. На

Східному Поліссі (Чернігівська та Сумська обл.) було знайдено дещо менше, лише 33 види личинок трематод. Проведений кластерний аналіз із використанням індекса Чекановського-Єренесена показав, що найбільша частка спільних видів трематод між водоймами Західного та Центрального Полісся (0,68). Видовий склад трематод моллюсків у водоймах Східного та Центрального Полісся мають нижчі показники подібності (0,58). Екстенсивність інвазії моллюсків партенітами й личинками трематод виявилася найбільшою на Західному Поліссі – $10,82 \pm 0,5\%$, на Центральному Поліссі цей показник значно нижчий – $5,32 \pm 0,11\%$ ($p \leq 0,05$). Екстенсивність інвазії моллюсків у водоймах Східного Полісся помітно вища ніж на Центральному Поліссі, але дещо поступається Західному – $9,69 \pm 0,66\%$ ($p \geq 0,05$). Така ситуація обумовлена, на нашу думку, дією певного комплексу факторів. З одного боку, це більша чи менша трансформованість водних екосистем, зокрема охоплення території осушувальною меліорацією, ступінь задіяності водойм для господарської діяльності та її характер (риборозведення, нагул водоплавних птахів, рекреація тощо). З іншого боку, впливає ступінь забруднення водойм господарськими, побутовими та промисловими стоками. Ці фактори суттєво впливають на стан локальних популяцій водних моллюсків (Стадніченко, 2003, 2008; Янович, 2011, 2013). Також суттєво погіршуються умови існування риб (Верлатий, Межжерин, 2009) та інших гідробіонтів, зокрема водних та амфібіонтних комах – других проміжних хазяїв багатьох видів трематод. Водночас, стан водойм і наявність чи відсутність турбуючих факторів (випас і водопій худоби, господарська діяльність і відпочинок людей) визначає чисельність диких водоплавних птахів – остаточних хазяїв більшості видів відомих у регіоні трематод.

Залежність зараження моллюсків від деяких гідрологічних чинників.

Залежність зараження моллюсків від гідрохімічного складу води у водоймах.

Проаналізовано вплив 17 гідрохімічних показників (рН, прозорість, завислі речовини, сухий залишок, кисень розчинний, ХСК (хімічне споживання кисню), БСК₅ (біологічне споживання кисню), жорсткість, хлориди, сульфати, фосфати, нітроген амонійний, нітрити, нітрати, загальний ферум (II і III) (далі ферум), магній, кальцій) на видове різноманіття личинок трематод, *EI* моллюсків і щільність їх поселення в досліджених водоймах Українського Полісся. З цих показників 11 (загальна мінералізація, ХСК, БСК₅, прозорість, концентрація кисню, вміст ферума, хлорид-іонів, сульфат-, фосфат-, нітрат-іонів, завислі речовини) статистично достовірно корелюють зі щільністю поселення моллюсків, їх *EI* та видовим різноманіттям трематод. Зокрема, спостерігалась обернено пропорційна кореляція між показниками прозорості води, вмістом кисню та видовим різноманіттям трематод ($r = -0,209$; $r = -0,178$). Установлено вірогідний кореляційний зв'язок між показниками завислих речовин, ХСК, БСК₅, вмістом хлорид-іонів і кількості видів личинок трематод ($r = 0,212$; $r = 0,161$; $r = 0,163$; $r = 0,146$). Показники *EI* вірогідно корелюють із вмістом ферума та фосфат-іонами ($r = 0,166$; $r = 0,192$), тоді як з вмістом кисню, сухого залишку, сульфат-, нітрат-іонів ($r = -0,210$; $r = -0,208$; $r = -0,153$; $r = -0,204$) кореляція негативна. Необхідно відзначити відсутність вірогідного зв'язку між показниками рН, твердості води, вмістом нітрогену амонійного, нітрит-іонів, іонів кальцію, магнію та видовим складом трематод і *EI* моллюсків.

Отже, гідрохімічні показники у виявлених нами межах не впливають на щільність поселення молюсків, за винятком вмісту ферума ($r = 0,188$). Відзначено вірогідну кореляційну залежність між щільністю поселення молюсків і видовим різноманіттям личинок трематод ($r = 0,391$), між щільністю поселення та *EI* хазяїв ($r = 0,369$). Ці результати характеризують систему «трематоди – молюски» як своєрідний індикатор стану прісноводних гідроценозів.

Проточність водойми та її вплив на зараженість молюсків. Ступінь зараженості молюсків знаходиться в безпосередній залежності від одного з найважливіших факторів гідрологічного характеру – проточності водойми (Гинецинская, 1968; Стадниченко, 2006). Саме швидкість течії визначає поширення молюсків у водоймах, оскільки більшість їх є стагнофілами (Стадниченко, 2006).

Річок із високою швидкістю течії (політип) серед досліджених водойм не було. У річках з оліготипом (0 – 0,1 м/с) та мезотипом (0,1 – 1 м/с) цього показника *EI* червононогих молюсків партенітами й личинками трематод може варіювати в широких межах (2,27 – 77,78%). Однак порівняльний аналіз *EI* об'єднаних вибірок молюсків із річок з оліготипом і мезотипом свідчить, що зараженість особин *L. stagnalis* та *P. corneus*, які є стагнофілами, достовірно зменшується зі збільшенням швидкості течії ($r = -0,26$, $p < 0,05$). Для *V. viviparus*, які зустрічаються на ділянках із різною швидкістю течії, такої залежності не встановлено ($r = -0,31$, $p > 0,05$).

Отже, значну роль у зараженні молюсків трематодами в річках Українського Полісся визначають такі чинники, як щільність поселення молюсків, кількість і видове різноманіття дефінітивних хазяїв. Швидкість течії діє опосередковано на рівень зараження молюсків личинковими стадіями трематод.

ШЛЯХИ ЦИРКУЛЯЦІЇ ТРЕМАТОД, ЯКІ РОЗВИВАЮТЬСЯ ЗА УЧАСТІ ЧЕРЕВОНОГИХ МОЛЮСКІВ ВОДОЙМ УКРАЇНСЬКОГО ПОЛІССЯ

За результатами власних досліджень та даними літературних джерел у біоценозах дослідженого регіону для виявлених трематод визначено 19 шляхів циркуляції. Ураховано трематоди, цикли розвитку яких розшифровані. Більшість із них (42 види) мають триксенний цикл розвитку, 16 видів – диксенний, 1 – тетраксенний. Останній вид (*A. alata*) здатний розвиватися як за триксенним, так і тетраксенним типом, *O. ranae* виявляє здатність скорочувати цикл розвитку через фактичне виключення другого проміжного хазяїна, роль якого може виконувати дефінітивний хазяїн. Для 10 видів, які мають диксенний цикл розвитку і належать до родів *Notocotylus*, *Catatropis*, *Psilotrema*, *Fasciola* і *Paramphistomum*, характерна первинна диксенія.

А. Диксенні цикли розвитку трематод

1. Молюски – зовнішнє середовище (адолескарій) – амфібії: *D. subclavatus*.
2. Молюски – зовнішнє середовище (адолескарій) – птахи: *Notocotylus seineti*, *N. attenuatus*, *Notocotylus* sp., *Catatropis verrucosa* (Frölich, 1789) Odnher, 1905, *Psilotrema oligoon* (Linstow, 1887), *Psilotrema* sp.
3. Молюски – зовнішнє середовище (адолескарій) – ссавці: *L. scotiae*, *P. ichikawai*, *F. hepatica* та *Parafasciolopsis fasciolaemorfa* Ejsmont, 1932.
4. Молюски – зовнішнє середовище (церкарій) – амфібії: *O. ranae*.

5. Молюски – зовнішнє середовище (церкарій) – птахи: *Bilharziella polonica* (Kowalevsky, 1899), *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1855), *Leucochloridiomorpha constantiae* (Müller, 1935) Gover, 1938, *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin, 1913).

6. Молюски – (церкарій, церкарієум) – птахи: *L. constantiae*, *T. sisowi*.

Б. Триксенні цикли розвитку трематод

I. Триксенний цикл розвитку за участі других проміжних хазяїв – безхребетних

Такий тип циклу розвитку характеризується широким таксономічним різноманіттям других проміжних хазяїв, серед яких є *гідробіонти* й *амфібіонти*.

Трематоди, які розвиваються за участі других проміжних хазяїв – гідробіонтів (п'явки, ракоподібні, молюски), представлені 25 видами. Такий тип циркуляції найбільш поширений у регіоні і має 6 варіантів. Проміжними хазяями частіше є молюски (23 види). Серед дефінітивних домінують птахи (22 види трематод).

1. Молюски – молюски – риби: *Asymphylogora imitans* (Mühling, 1898), *P. parasquamosa*, *Palaeorchis* sp.

2. Молюски – ракоподібні – амфібії: *A. trituri*, *Astiotrema* sp.

3. Молюски – молюски – амфібії: *O. ranae*, *H. cylindracea*.

4. Молюски – молюски – птахи: *E. revolutum*, *E. recurvatum*, *E. aconiatum*, *H. conoideum*, *E. miyagawai*, *E. stantschinskii*, *E. cinctum*, *E. robustum*, *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928, *C. cornutus*, *Moliniella anceps* (Molin, 1859), *Neoacanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854), *Echinostoma chloropodis* (Zeder, 1800) Dietz, 1909, *Patagifer bilobus* (Rudolphi, 1819), *Tetracotyle* sp., *L. arenula*, *C. bithyniae*.

5. Молюски – п'явки – птахи: *C. cornutus*.

6. Молюски – молюски – ссавці: *N. locellus*.

Трематоди, які розвиваються за участі других проміжних хазяїв – амфібіонтів (комахи), представлені 9 видами. У регіоні вони циркулюють двома шляхами.

1. Молюски – комахи – амфібії: *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876), *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899), *H. asper*, *Haematoloechus variegatus* (Rudolphi, 1819).

2. Молюски – комахи – птахи: *Prosthogonimus cuneatus* (Rudolphi, 1809), *Plagiorchis laricola* Skrjabin, 1924, *P. mutations*, *P. elegans*, *Plagiorchis* sp.

II. Триксенний цикл розвитку трематод за участі других проміжних хазяїв – хребетних

У циклах, що належать до такого типу, серед других проміжних хазяїв трематод у регіоні були представлені риби та амфібії, а дефінітивними хазяями є амфібії, рептилії, птахи й ссавці. Такі цикли розвитку притаманні 8 видам трематод.

1. Молюски – риби – птахи: *Paracoenogonimus ovatus* Kasturada, 1914, *P. brevicaudatm*, *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819), *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832), *Tylodelphys excavata* (Rudolphi, 1803) Szidat, 1935.

2. Молюски – риби – ссавці: *O. felineus*.

3. Молюски – амфібії – рептилії: *L. nigrovenosus*.

4. Молюски – амфібії – птахи: *Cathaemasia hians* (Rudolphi, 1809).

В. Тетраксенний цикл розвитку трематод

Такий тип розвитку переважає лише в одного виду трематоди *A. alata*

1. Молюски – амфібії – ссавці – ссавці (*A. alata*).

Отже, в умовах Українського Полісся зараження риб трематодами здійснюється 1, амфібії – 5, рептилій – 1, птахів – 8, ссавців – 4 шляхами. Із загальної кількості виявлених нами трематод 68,85% становлять види, які розвиваються за триксенним типом розвитку, 26,23% – за диксенним і 1,64% – за тетраксенним. Частка видів, цикли розвитку яких невідомі, лише 3,28%.

На території Українського Полісся серед усього видового різноманіття молюсків домінуюча роль у циркуляції трематод належить легенеvim молюскам, а серед остаточних хазяїв – птахам (рис. 12).

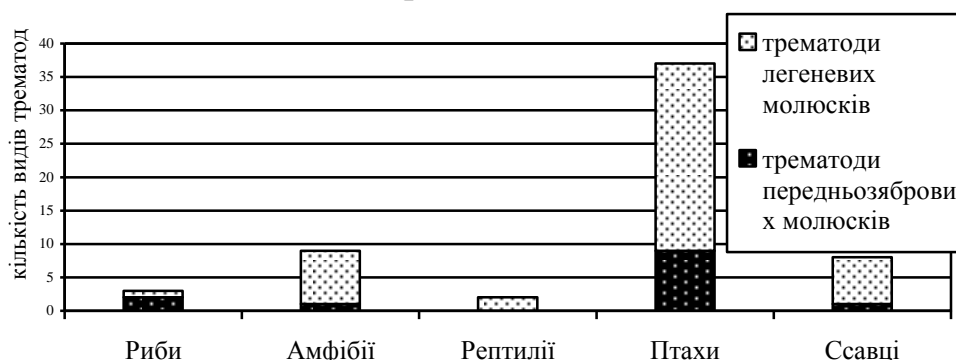


Рис. 12. Значення хребетних тварин різних класів у циркуляції трематод на території Українського Полісся.

Це дає підстави стверджувати, що саме трематоди птахів, як і їхні хазяї, в умовах регіону характеризуються найбільшим різноманіттям. Зокрема, це зумовлено й тим, що птахи порівняно з іншими видами хребетних тварин, пов'язаних із водними біоценозами, відрізняються тісними та постійними трофічними зв'язками з молюсками.

ВИСНОВКИ

За результатами досліджень з'ясовано характер взаємовідносин у системі «паразит – хазяїн» (партеніти, личинки трематод – прісноводні черевоногі молюски) на різних рівнях організації: субклітинний, клітинний, організменний, популяційний, видовий та екосистемний; встановлено склад трематодофауни молюсків водойм різного типу та вплив екологічних факторів на видове багатство личинок трематод і зараженість ними молюсків; показано, що емісія церкарій різних видів трематод має циклічний характер і залежить від температури середовища та стану мікрогеміпопуляцій партеніт; виявлена пряма залежність кількісного показника емісії церкарій від рівня інтенсивності інвазії та ступеня ураження гепатопанкреасу молюсків; визначено коло дефінітивних хазяїв знайдених видів трематод та шляхи їх циркуляції.

1. На території Українського Полісся в прісноводних черевоногих молюсків виявлено 61 вид трематод, із яких 22 уперше зареєстровані в регіоні. Серед них 12

видів (*P. mutations*, *N. llocellus*, *L. nigrovenosus*, *A. trituri*, *Astiotrema* sp., *H. asper*, *E. robustum*, *E. stantschinskii*, *P. parasquamosa*, *A. alata*, *L. arenula*, *C. bithyniae*) у молюсків на території України раніше не знаходили. Список трематод прісноводних черевоногих молюсків Полісся України за узагальненими власними та літературними даними налічує 88 видів. Із цього списку за сучасних екологічних умов не знайдено 26 видів.

2. Розподіл видів трематод у молюсків поліських водойм за показником трапляння є нерівномірним. Особливості поширення певних видів у водоймах регіону полягають у значному переважанні (близько 80%) рідкісних видів, третину яких становлять види, виявлені в одній водоймі, водночас частка досить поширених видів становить менше 10%. Майже всі домінуючі у водоймах регіону види трематод є евриксенними паразитами свійських і диких птахів, що є найбільш мобільною групою дефінітивних хазяїв, і це суттєво збільшує ймовірність потрапляння саме цих видів до багатьох водойм різного типу. Такий розподіл свідчить про суттєве збіднення видового складу трематод молюсків регіону та значну роль фактора випадковості у формуванні угруповань паразитів у певній водоймі. Частину евриксенних видів трематод зареєстровано в регіоні лише в одного вида молюска. У більшості водойм спектр можливих хазяїв неповний, наявна лише частина з кількох можливих їх категорій за частотою трапляння. Ці особливості свідчать про збідненість видового складу гідробіоценозів, зокрема малакофауни багатьох поліських водойм.

3. У формуванні системи «паразит – хазяїн» на регіональному рівні визначальну роль відіграє специфічність того чи іншого виду трематод до певних видів або груп молюсків-хазяїв та їх екологічні преференції. Паразитовання партеніт обумовлене саме специфічністю, що є проявом міри відповідності внутрішнього середовища хазяїна потребам паразита, екологічні чинники мають другорядне значення. Поширення метацеркарій визначається переважно екологічними факторами, зокрема видовим складом поселень і чисельністю окремих видів молюсків, що зумовлює ймовірність зустрічі паразита з хазяїном.

4. Окремі види й таксономічні групи молюсків мають різне значення в підтриманні циркуляції трематод хребетних в умовах певного регіону. У легеневиких молюсків видовий склад трематод багатший, порівняно з передньозябровими. Найважливішу роль у циркуляції трематод в екосистемах Українського Полісся відіграють саме найбільш поширені та численні види: *L. stagnalis* із лімнеїд, *P. corneus* із витушкових і *B. tentaculata* із бітініїд. Визначальною є екологічна пластичність певного виду молюсків, що зумовлює більше чи менше їх поширення у водоймах різного типу.

5. Основу регіональної трематодофауни молюсків становлять родини Plagiorchiidae (13 видів), Echinostomatidae (12 видів), Diplostomidae та Notocotylidae (по 4 види), 54,1 % від усіх знайдених видів. Загалом у регіоні представлена 21 родина трематод. Таксономічна структура фауни трематод Полісся досить подібна до такої у Білорусі ($I_{cs}=0,53$), у якій переважають ці ж родини (48,2% від загальної кількості видів).

6. Розподіл партеніт і личинок трематод у локальній популяції молюсків не є рівномірним і залежить насамперед від віку хазяїна. Незважаючи на кількісне

переважання особин першої вікової групи (генерація поточного року), суттєвий внесок у накопичення інвазії вносять молюски третьої вікової групи (генерація позаминулого року). Більша чи менша щільність поселення молюсків суттєво не впливає на такий характер розподілу паразитів. Сезонна динаміка зараженості молюсків може бути різною, вона певним чином залежить від виду молюска і, відповідно, має одновершинний чи двовершинний характер. Певні відмінності сезонних змін зараженості молюсків за роками зумовлені їх погодними особливостями, динаміка сезонного розподілу трематод у популяціях хазяїв не змінюється.

7. Партеніти й личинки трематод змінюють поведінку молюсків, впливаючи на їхній розподіл у водоймі по глибині мулу під час зимівлі. За низьких температур довкілля, пізньої осені незаражені молюски занурюються в товщу мулу, а переважна кількість інвазованих особин, передовсім сильно заражені, залишається на його поверхні. На початку березня, під час виходу із зимівлі, такий характер розподілу заражених і незаражених молюсків зберігається, хоча відзначені в цей час відмінності менш виражені, що пов'язано з вибірковою загибеллю сильно заражених молюсків у зимовий період і початком весняної міграції на поверхню з товщі мулу незаражених і слабозаражених особин. Такі зміни поведінки хазяїна зумовлені саме паразитуванням трематод і мають важливе значення в підтриманні існування системи «паразит – хазяїн».

8. Особливості емісії церкарій із тіла зараженого молюска, її кількісні показники та динаміка є проявом характеру взаємовідносин між партенітами трематод і організмом хазяїна. Вихід церкарій характеризується добовим (циркадним) ритмом. Відмінності добової динаміки емісії зумовлені насамперед особливостями біології трематод. Церкарії видів, другими проміжними хазяями яких є молюски, виділяються цілодобово, якщо ж проміжними хазяями є переважно комахи, емісія відбувається лише в денну частину доби. Найкоротший термін добової емісії церкарій звичайно мають двохлазійові види трематод, церкарії яких у зовнішньому середовищі перетворюються на адолескарії.

9. Кількісна динаміка виходу церкарій досліджених видів трематод протягом доби визначається переважно їхнім термопреферендумом. При зниженні температури до 5 – 6°C емісія церкарій блокується. Підвищена температура середовища до 30 – 36°C не є критичною й не призупиняє емісію личинок, однак скорочує термін їхньої активності у воді. Водночас, високі температури середовища в поєднанні з трематодозною інвазією призводять до загибелі заражених молюсків, насамперед із високим ступенем інвазії. Установлено, що на емісію церкарій певним чином впливає фізіологічний стан організму хазяїна, зокрема, голодування та ступінь ураження його партенітами трематод.

10. Параметри емісії церкарій можуть слугувати показником ступеня важкості ураження гепатопанкреаса молюсків партенітами трематод. Відносно велика інтенсивність емісії церкарій може бути індикатором високого ступеня зараженості певної особини і свідчить відповідно про високий ступінь вираження патологічних змін у тканинах гепатопанкреаса хазяїна. Важкість ураження гепатопанкреасу молюска також залежить від типу циклу розвитку трематод, що підтверджено на електронно-мікроскопічному рівні.

11. За середнього та високого ступеня інвазії молюсків партенітами й церкаріями редіюїдних трематод виявляються значні зміни в мікроструктурі гепатопанкреасу. У місцях локалізації трематод відбувається розростання міжчасточкової волокнистої сполучної тканини, що призводить до зміни форми часточок або їх суцільного руйнування. На електронно-мікроскопічному рівні помітне розростання волокнистої сполучної тканини між вапняковими та печінковими клітинами. Збільшується кількість вакуолей у цитоплазмі клітин, порушується структурна організація плазматичної мембрани. У ядрі зменшується вміст гетерохроматину, може спостерігатися каріорексис. Цитоплазма містить поодинокі органели та велику кількість електроннощільних гранул, частина клітин руйнується. Патологічні зміни мікроструктури гепатопанкреасу молюсків, інвазованих трематодами спороцистоїдної групи за високого ступеня інвазії, менш виражені ніж за дії редіюїдних трематод.

12. Видовий склад трематод, видове різноманіття, ступінь зараженості молюсків із різних водойм одного типу варіюють у широких межах. Однак для кожного типу водойм притаманні свої характерні особливості трематодофауни, які визначаються гідрологією, складом гідробіоценозів, зокрема поселень молюсків-хазяїв трематод, наявністю популяцій других проміжних та остаточних хазяїв. Безпосередньої залежності між кількістю видів молюсків, які мешкають у водоймі, та видовим різноманіттям трематод не виявлено. Цей показник, так само, як і екстенсивність інвазії молюсків трематодами, визначається цілим комплексом факторів, серед яких найбільше значення має розмір водойми, наявність чи відсутність течії, ступінь і характер антропогенного впливу.

13. У сучасних умовах Українського Полісся головними резерватами більшості (44 із 61) поширених у регіоні трематод є річки й ріки. Саме ці водойми забезпечують оптимальні екологічні умови необхідні для сталого існування локальних популяцій трематод і є джерелом їх поширення у водоймах інших типів. Імовірність потрапляння певних видів трематод із річок в інші водойми визначається насамперед гідрологічною складовою, а саме тим, чи є надходження води з річки постійним або тимчасовим, чи підживлення водою відбувається іншим чином. Загалом чим більш сталим є зв'язок водойми з річками басейну, у якому вона розташована, тим багатший видовий склад трематод молюсків і більші показники подібності з трематодофауною річок.

14. Спостерігається суттєве збіднення видового складу трематод молюсків у останні десятиріччя порівняно з попередніми дослідженнями. Така ситуація зумовлена триваючою інтенсивною антропогенною трансформацією ландшафтів, яка супроводжує збіднення видового складу гідробіоценозів, пригніченим станом локальних поселень молюсків у більшості водойм, зникненням ряду видів риб. Збіднення фауни трематод відбувається навіть у річках, особливо малих, відзначається певна «ненасиченість» їх трематодофауни. Відповідно зростає значення фактора випадковості у формуванні локальних комплексів трематод, який стає домінуючим для ізольованих від річкових систем водойм, зокрема, озер. Відмінності видового складу трематод у таких водоймах зумовлені дією відомого для острівних фаун ефекту засновника.

15. Видовий склад трематод молюсків із водойм Західного, Центрального та Східного Полісся, майже не відрізняється, наявні чи відсутні в зборах лише певні рідкісні види. Показники подібності видових списків знайдених у субрегіонах трематод досить високі і варіації їх незначні. Це зумовлено одноманітністю більшості кліматичних параметрів, а також певною подібністю гідрологічних умов і характеру біоценозів у всьому досліджуваному регіоні. Натомість узагальнена екстенсивність інвазії молюсків відрізняється більш суттєво. Зараженість хазяїв визначається різноспрямованою дією складного комплексу факторів, серед яких визначальними є ступінь трансформації водних екосистем. Регіональна трематодофауна Українського Полісся за видовим складом партеніт і личинок трематод прісноводних молюсків значно різноманітніша, ніж на Південному Сході України (Північне Приазов'я та Крим). Показник подібності становить 0,41, що пов'язано з відмінністю водойм цих регіонів за більшістю гідрологічних та екологічних параметрів.

16. Аналіз корелятивних зв'язків між певними гідрохімічними показниками в межах їх коливань у водоймах регіону та рівнем видового різноманіття трематод і екстенсивністю інвазії молюсків (*EI*) показав, що значення гідрохімічних складових може суттєво відрізнятися. Зростання одних показників супроводжується збільшенням (позитивна кореляція), інших – зменшенням (негативна кореляція) видового різноманіття трематод та *EI* молюсків. Показники видового різноманіття трематод і зараженості ними молюсків у водоймі не завжди однаково реагують на певні гідрохімічні відмінності. Найбільше видове різноманіття трематод і рівень *EI* ними молюсків виявляється в мезасапробних водоймах, найменші ці показники в оліготрофних водоймах.

17. У сучасних умовах Українського Полісся задіяно 19 шляхів, за якими відбувається циркуляція в біоценозах прісних водойм різного типу 59 видів трематод, виявлених у регіоні. Переважна більшість, а саме: 39 видів – паразити птахів, диких і свійських, які мають двохазяїнові (10) та трихазяїнові (29) цикли розвитку. Хазяями останніх є здебільшого легеневі молюски. Трематод, остаточною хазяями яких є ссавці, небагато. Переважно це диксенні види зі свійських копитних. Відносно благополучно також здійснюється циркуляція трематод дрібних ссавців, амфібій і рептилій. Риби задіяні лише в циклах розвитку п'яти видів трематод птахів, а трематоди, марити яких розвиваються в рибах (3 види), використовують лише один шлях циркуляції за участі молюсків. Це є додатковим підтвердженням неблагополучного стану локальних популяцій риб у більшості поліських водойм.

18. Епізоотологічне та епідеміологічне значення в умовах регіону мають 17 видів трематод: *E. revolutum*, *E. recurvatum*, *E. aconiatum*, *E. miyagawai*, *H. conoideum* (Echinostomatidae), *N. attenuatus*, *N. seineti* (Notocotylidae), *F. hepatica*, *P. fasciolaemorfa* (Fasciolidae), *L. scotiae*, *P. ichikawai* (Paramphistomidae), *D. spathaceum*, (Diplostomidae), *P. ovatus* (Prohemistomatidae), *P. cuneatus* (Prosthogonimidae), *C. cornutus* (Strigeidae), *O. felineus* (Opisthorchiidae), *A. alata* (Alariidae). Усі вони є збудниками небезпечних захворювань свійських водоплавних птахів, жуйних тварин, собак і котів, а також зустрічаються в диких птахів і ссавців. Для рибництва, зокрема аквакультури, небезпеку становлять два види трематод –

диплостоматид. Один вид – опісторхіда *O. felineus* – є збудником небезпечної хвороби людей – опісторхозу, який постійно реєструють у людей на Поліссі, особливо в басейні Десни.

ПУБЛІКАЦІЇ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в наукових виданнях

1. Житова О. П. Щодо зараженості молюсків пасовищних водойм Житомирського Полісся церкаріями трематод / О. П. Житова // Наук. вісн. НАУ. – 2006. – Вип. 98. – С. 64–67.
2. Житова Е. П. Обнаружение редий и церкарий *Psilotrema* sp. (*simillimum* Muhling, 1898) у *Planorbis planorbis* в Житомирской области / Е. П. Житова, Э. Н. Король // Вестн. зоологи. – 2008 – 42(2). – С. 175–179. (Особистий внесок: безпосередня участь у зборі та паразитологічному дослідженні матеріалу, брала участь у обговоренні результатів та оформленні рукопису).
3. Житова О. П. Загальна характеристика пасовищних водойм Олевщини / О. П. Житова, Л. В. Бурлак, В. Ф. Галат // Наук. вісн. НАУ. – 2008. – Вип. 118. – С. 46–52. (Особистий внесок: безпосередня участь у зборі та проведенні дослідів, узагальнення результатів, написання статті).
4. Житова О. П. Динаміка розмірно-вікової структури популяції *Lymnaea* (*Stagnicola*) *palustris* (O.F. Muller, 1774) та зараженості їх партенітами і личинками трематоди / О. П. Житова // Наук. вісн. нац. ун-ту біоресурсів і природокористування України. – 2009. – Вип. 140. – С. 197–203.
5. Житова Е. П. *Haematoloechus asper* (Digenea, *Haematoloechidae*) из пресноводных моллюсков *Planorbis* *corneus* в Украине / Е. П. Житова, Э. Н. Король // Вестн. зоологии. – 2009. – № 23. – С. 35–38. (Особистий внесок: безпосередня участь у зборі та паразитологічному дослідженні матеріалу, участь у написанні статті та оформленні рукопису).
6. Житова О. П. Виявлення парафасциолопсозу на території Житомирського Полісся / О. П. Житова // Вісн. Запорізького нац. ун-ту. Біологічні науки. – 2009. – № 2. – С. 39–41.
7. Zhytova O. P. Cercaria of the trematode *Plagiorchis mutationis* (Trematoda, Plagiorchidae) from the ponds snails, *Lymnaea stagnalis*, in Ukraine / O. P. Zhytova // Vestnik zoologii. – 2010. – № 44 (4). – P. 369–372.
8. Житова О. П. Динаміка розмірно-вікової структури популяції *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758), заражених партенітами і личинками трематод / О. П. Житова // Вісн. Запорізького національного університету. Біологічні науки. – 2010. – № 1. – С. 33–39.
9. Житова О. П. Еколого-паразитологічна характеристика озера Грибове природоохоронної зони Овруцького лісгоспу Житомирської області / О. П. Житова // Вісн. Львівського нац. ун-ту. Сер. біологічна. – 2011. – Вип. 55. – С. 141–145.
10. Житова О. П. Виявлення церкарій *Astiotrema* sp. (Digenea: Plagiorchiidae) у *Planorbis* *corneus* в Україні / О. П. Житова // Наук. записки Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2011. – 1 (46). – С. 63–66.

11. Житова О. П. *Prosthogonimus cuneatus* (Digenea, Prosthogonimidae) з молюсків *Bithynia tentaculata* в Україні / О. П. Житова, О. М. Ємець // Вісн. Дніпропетровського ун-ту. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, Т. 1. – С. 31–35. (Особистий внесок: безпосередня участь у зборі та паразитологічному дослідженні матеріалу, написання статті та оформлення рукопису).
12. Житова О. П. Емісія церкарій трематод як показник ступеня ураженості та патогістологічних змін у гепатопанкреасі молюсків / О. П. Житова, В. Т. Хомич // Наук. часопис Нац. пед. ун-ту ім. М. П. Драгоманова. Серія 20. Біологія. – 2011. – Вип. 3. – С. 109–115. (Особистий внесок: збір та опрацювання матеріалу, узагальнення результатів дослідів та написання статті).
13. Житова О. П. Вплив температури середовища на емісію церкарій трематод / О. П. Житова // Вісн. Львівського ун-ту. Сер. біологічна. – 2011. – Вип. 57. – С. 181–189.
14. Житова О. П. Виявлення церкарій *Diplostomum spathaceum* (Rudolfi, 1819) (Trematoda, Diplostomatidae) в ставках Житомирщини / О. П. Житова // Наук. вісн. Нац. ун-ту біоресурсів і природокористування. Сер. Біологія, біотехнологія, екологія. – 2011. – Вип. 158. – С. 98–102.
15. Житова О. П. Еколого-паразитологічна характеристика водойм Сумської області / О. П. Житова, О. М. Ємець // Наук. записки Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер.: Біологія. – 2011. – № 4 (49). – С. 50–56. (Особистий внесок: збір та паразитологічні дослідження матеріалу, узагальнення результатів, написання статті).
16. Житова О. П. Виявлення проміжних хазяїв трематоди *Echinostoma stantschinskii* Semenov, 1927 (Digenea, Echinostomatidae) на території України / О. П. Житова, Е. М. Король // Наук. записки Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер.: Біологія. – 2012. – № 2 (51). – С. 118–121. (Особистий внесок: безпосередня участь у зборі та паразитологічному дослідженні матеріалу, написання частини статті та оформлення рукопису).
17. Житова О. П. Динаміка розмірно-вікової структури популяцій *Lymnaea (L.) stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata), заражених партенітами і личинками трематод / О. П. Житова, В. В. Корнюшин // Вісн. Львівського ун-ту. Сер. біологічна. – 2012. – Вип. 58. – С. 193–201. (Особистий внесок: безпосередня участь у зборі та паразитологічному дослідженні матеріалу, статистичний аналіз морфометричних даних, написання статті та оформлення рукопису).
18. Zhytova O. P. *Cathaemasia hians* (Digenea, Cathemasiidae) from *Planorbis planorbis* (Mollusca, Gastropoda) in reservoirs of Central Polissya / O. P. Zhytova, E. M. Korol // Vestnik zoologii. – 2012. – 46 (4). – P. 361–364. (Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу, його паразитологічному дослідженні, написання статті).
19. Житова О. П. Паразитарна інвазія та її вплив на поведінку проміжних хазяїв-прісноводних молюсків / О. П. Житова // Наук. вісн. Ужгородського ун-ту. Сер.: Біологія. – 2011. – Вип. 31. – С. 82–86.
20. Житова О. П. Церкарія *Neoglyphe locellus* (Kossack, 1910) (Digenea: Plagiorchiidae) у прісноводних молюсках *Planorbis corneus* (Linne, 1758) із

- водойм Українського Полісся / О. П. Житова // Наук. часопис Нац. пед. ун-ту ім. М. П. Драгоманова. Серія 20. Біологія. – 2012. – Вип. 4. – С. 76–82.
21. Житова О. П. Періодичність та добовий ритм емісії церкарій деяких видів трематод (Digenea) / О. П. Житова // Вестн. зоології. – 2013. – № 47 (1). – С. 49–58.
22. Житова О. П. Виявлення партеніт і церкарій *Alaria alata* Goeze, 1782 (Trematoda, Alariidae) у молюсках *Planorbis planorbis* (Linné, 1758) у Волинській області / О. П. Житова // Біологічні студії. – 2014. – Т. 8. – № 3–4. – С. 149–156.
23. Житова О. П. Біорізноманітність ставковиків Житомирського Полісся / О. П. Житова, Л. А. Астахова, Л. В. Бурлак, О. Д. Шимкович // Еколого–функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. – 2006. – Вип. 2. – С. 91–93. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу, його опрацюванні, написання статті*).
24. Житова О. П. Фауна церкарій планорбід (Mollusca: Gastropoda: Planorbina) водойм Олевщини / О. П. Житова, Е. М. Король // Вісн. Житомир. нац. агроєкол. ун-ту. – 2008. – № 2. – С. 58–64. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу, його паразитологічному дослідженні, узагальнення результатів дослідження, написання статті*).
25. Житова О. П. Особливості екології прісноводних молюсків (Mollusca: Gastropoda) у пасовищних водоймах Андрушівщини / О. П. Житова // Вісн. Житомир. нац. агроєкол. ун-ту. – 2009. – № 2. – С. 150–157.

Тези та матеріали конференцій

26. Король Э. Н. Обнаружение метацицеркарий *Echinostoma* sp. (? stantschinskii Semenov. 1927) в Украине / Э. Н. Король, Е. П. Житова // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов : материалы междунар. науч. конф. (19–21 апреля 2006 г., Москва). – М., 2006. – С. 152–154. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу, його паразитологічному дослідженні, участь у написанні тексту статті*).
27. Житова О. П. Щодо питання поширення трематодозів великої рогатої худоби в умовах Житомирського Полісся / О. П. Житова // Матеріали 3-ої наук.-практ. конф. (14–16 травня 2007 р., Полтава) «Наукові дослідження – теорія та експеримент 2007». – Полтава, 2007. – С. 22–23.
28. Zhytova E. P. On the analysis of the parasitological situation in the area of Olevsk Polissya / E. P. Zhytova, I. F. Paliy // Materials XXI Congress of the Polish Parasitological Society Wiadomosci Parazytologiczne. – Miedryzdroj, 2007. – P. 53. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу, його паразитологічному дослідженні, написання тез*).
29. Житова О. П. Стан вивчення трематодофауни молюсків на території Житомирського Полісся. Водойми Лугинського району / О. П. Житова // Матеріали 3-ої наук.-практ. конф. (26–28 листоп. 2007 р., Полтава) «Наукові дослідження – теорія та експеримент 2007». – Полтава, 2007. – С. 20–23.
30. Житова О. П. Загальна характеристика лісової водойми Білокоровицького лісництва та її малакофауни / О. П. Житова // Матеріали 4-ї наук.-практ. конф. (19–21 травня 2008 р., Полтава) «Наукові дослідження – теорія та експеримент 2008». – Полтава, 2008. – С. 21–23.

31. Житова О. П. До характеристики зараження прісноводних молюсків личинками трематоди / О. П. Житова // Матеріали Поліського міжнар. наук.-практ. семінару «Сучасні проблеми діагностики в паразитології та ветеринарно-санітарній експертизі». – Житомир, 2008. – С. 41–44.
32. Житова Е. П. К вопросу о исследовании личинок трематод моллюсков / Е. П. Житова // Паразитарные болезни человека, животных и растений : тр. VI Междунар. науч.-практ. конф. – Витебск, 2008. – С. 209–211.
33. Житова О. П. Огляд фауни трематод молюсків лісової водойми Білорівчицького лісництва / О. П. Житова // XIV конф. Українського наук. товариства паразитологів (Ужгород, 21–24 верес. 2009 р.) : тези доп. – К., 2009. – С. 40.
34. Житова О. П. До питання еволюції становлення паразито-хазяїнних відносин / О. П. Житова // Современные взгляды на эволюцию органического мира (Киев, 18–20 ноября 2009 г.): Тезисы докладов международной конференции. – К., 2009. – С. 24.
35. Житова Е. П. Фауна личинок трематод водоёмов бассейна р. Тетерев / Е. П. Житова, Л. Матвиенко // Современные аспекты патогенеза, клиники, диагностики, лечения и профилактики протозоозов, гельминтозов и арахноэнтомозов человека, животных и растений : тр. IV Междунар. науч.-практ. конф. – Витебск, 2010. – С. 111–114. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу та його паразитологічному дослідженні та написанні статті*).
36. Житова Е. П. Изменение поведения пресноводных моллюсков, связанное с паразитированием трематод / Е. П. Житова, Л. Матвиенко // Озёрные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды : тез. докл. IV Междунар. науч. конф. (12–17 сентября 2011 г., Минск). – Нарочь, 2011. – С. 110. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу, його паразитологічному дослідженні та написання тез*).
37. Житова Е. П. Обнаружение метацеркарий *Echinostoma robustum* Yamaguti, 1935 в Украине / Е. П. Житова, Э. Н. Король // Современные проблемы общей паразитологии : материалы междунар. науч. конф. (30 октября – 1 ноября 2012 г., Москва). – М., 2012. – С. 116–120. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу та паразитологічному дослідженні, написання тексту статті*).
38. Житова О. П. Виявлення вірусоподібних частинок групи *Baculovirus* у черевоногих молюсків за наявності трематодної інвазії / О. П. Житова, В. В. Корнюшин, Е. М. Король // XV Конф. Українського наук. т-ва паразитологів (Чернівці, 15–18 жовтня 2013 р.) : тези доп. – К., 2013. – С. 45. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу, його паразитологічному дослідженні, написання статті*).
39. Житова О. П. Трематодофауна черевоногих молюсків Шацьких озер / О. П. Житова, В. В. Корнюшин, Е. М. Король // Національні природні парки – минуле, сьогодення, майбутнє : матеріали міжнар. наук.-практ. конф. до 30-річчя створення Шацького нац. природного парку (Світязь, 23–25 квітня 2014 р.). – Шацьк, 2014. – С. 444–448. (*Особистий внесок: безпосередня участь у зборі матеріалу, його паразитологічному дослідженні, узагальнення результатів, написання статті*).

АНОТАЦІЯ

Житова О. П. Паразито-хазяїнні відносини у системі трематоди – прісноводні гастроподи (на прикладі Українського Полісся). – Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.25 – паразитологія, гельмінтологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2015

У роботі викладено результати (2004 – 2014 рр.) наукових досліджень сучасного складу трематодофауни прісноводних молюсків Українського Полісся та прилеглих територій. Зареєстровано 61 вид трематод, для яких наведено оригінальні рисунки та морфологічний опис. Для 16 видів трематод розширено коло проміжних хазяїв-молюсків. Складено таблиці для визначення церкарій 52 видів трематод, що зустрічаються в молюсках. Видову належність підтверджено експериментально для двох видів трематод. З'ясовано роль молюсків різних таксономічних груп у поширенні трематод. Проаналізовано видові комплекси трематод різних типів водойм. Виявлено відсутність прямої залежності між екстенсивністю інвазії та видовим різноманіттям трематод.

Досліджено динаміку емісії церкарій трематод *P. elegans*, *H. asper*, *N. attenuatus*, *E. aconiatum*. Установлено, що тривалість емісії церкарій редіоїдних (*E. aconiatum*, *N. attenuatus*) та спороцистоїдних трематод (*P. elegans*, *H. asper*), її динаміка визначається температурою водного середовища та станом мікрогеміпопуляцій партеніт. Отримано нові відомості щодо зв'язку кількісного показника емісії церкарій зі ступенем інтенсивності інвазії та характером ураження гепатопанкреасу молюсків. Визначено мікроскопічні зміни гепатопанкреасу молюсків за різного ступеня інвазії трематодою *E. aconiatum*. Проведені електронно-мікроскопічні дослідження гепатопанкреасу молюсків, інвазованих трематодами спороцистоїдної групи (*P. elegans*) та редіоїдної (*E. aconiatum*).

Проаналізовано вплив 17 гідрохімічних показників, швидкості течії на щільність поселення молюсків, екстенсивність інвазії та видове різноманіття личинок трематод у водоймі.

На прикладі трьох досліджених популяцій молюсків *L. stagnalis* і *P. planorbis* встановлено розподіл трематод по вікових групах хазяїв. Проведено дослідження сезонної динаміки зараження *L. stagnalis* та *P. planorbis*. Досліджено характер розподілу інвазованих партенітами та личинками трематод молюсків у мулі, пізньої осені (листопад) та навесні (березень).

Проаналізовано шляхи циркуляції в біоценозах Українського Полісся для 59 видів трематод.

Ключові слова: трематоди, церкарії, личинки, прісноводні молюски, проміжні хазяї, вікова група, гепатопанкреас, Українське Полісся.

АННОТАЦИЯ

Житова Е. П. Паразито-хазяинные отношения в системе трематоды – пресноводные гастроподы (на примере Украинского Полесья). – Рукопись. Диссертация на соискание учёной степени доктора биологических наук по

специальности 03.00.25 – паразитология, гельминтология. – Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 2015.

В работе представлены результаты исследований (2004–2012 гг.) видового состава трематод брюхоногих моллюсков водоёмов Украинского Полесья. Найдено 61 вид трематод, для которых приведено морфологическое описание и оригинальные рисунки. Для 16 видов трематод расширен круг промежуточных хозяев-моллюсков. Составлено таблицы для определения 52 видов церкарий, которые встречаются в моллюсках исследуемого региона. Видовая принадлежность подтверждена экспериментально для двух видов трематод. Проанализировано видовые комплексы трематод разных типов водоём. Отмечено, что встречаемость личинок трематод в водоёмах разных типов неравномерная. Так, во всех 7 типах водоёмов встречается 2 вида личинок, в 6 типах – 3 вида, в 5 – 1 вид, в 3 – 9 видов, в 2 – 13 видов, в водоёмах одного типа – 27 видов личинок трематод. Установлено отсутствие прямой зависимости между экстенсивностью инвазии и видовым разнообразием трематод.

Исследована динамика эмиссии церкарий трематод *P. elegans*, *H. asper*, *N. attenuatus*, *E. aconiatum*. Установлено, что длительное выделение церкарий (5 дней) из заражённых моллюсков имеет характер повтора, в процессе которого различается суточный ритм количества выделенных церкарий. Установлено, что максимальный выход церкарий редиоидных (*E. aconiatum*, *N. attenuatus*), и спороцистоидных трематод (*P. elegans*, *H. asper*) приходится на разные периоды суток. У *E. aconiatum* и *P. elegans* пик выхода личинок приходится на 12 часов, *N. attenuatus* – на 10, у *H. asper* – на 14 часов. Такие различия обусловлены биологическими особенностями их жизненных циклов. Установлено, что продолжительность эмиссии церкарий как редиоидных (*E. aconiatum*, *N. attenuatus*) так и спороцистоидных трематод (*P. elegans*, *H. asper*), её динамика определяется температурой водной среды и состоянием микрогемипопуляций партенит.

Получены новые сведения относительно связи количественных показателей эмиссии церкарий со степенью инвазированности и характером поражения гепатопанкреаса моллюсков. Исследовано микроскопические изменения гепатопанкреаса моллюсков при разной степени заражения трематодой *E. aconiatum*. Изучено микроструктуру гепатопанкреаса *L. stagnalis*, *C. contecta* и *P. corneus*, инвазированных личинками трематод группы «Xiphidiocercaria» (*H. asper*, *P. elegans*, *H. cylindracea*, *C. viviparae*) и «Furcrocercaria» (*C. cornutus*) при высокой степени инвазии. Установлено, что микроструктура гепатопанкреаса моллюсков, инвазированных партенитами и личинками трематод группы «Xiphidiocercaria» и «Furcrocercaria», при высокой степени инвазии подвергается изменениям такого же характера, как у моллюсков, инвазированных *E. aconiatum*. Однако при высокой интенсивности инвазии в гепатопанкреасе моллюсков, инвазированных *H. asper*, *P. elegans*, *H. cylindracea*, *C. viviparae* и *C. cornutus*, не всегда регистрировали такие значительные изменения, как у *L. stagnalis*, инвазированных партенитами и личинками *E. aconiatum*.

Проведены электронно-микроскопические исследования гепатопанкреаса моллюсков при высокой степени инвазии трематодами спороцистойной (*P. elegans*) и редиоидной (*E. aconiatum*) группы.

Проанализировано влияние 17 гидрохимических показателей воды, скорости течения на плотность поселения моллюсков, экстенсивность инвазии, а также видовое разнообразие личинок трематод в водоёме.

На примере трёх исследованных популяций моллюсков *L. stagnalis* и *P. planorbis* изучено распределение трематод по возрастным группам хозяев. Проведено исследование динамики заражения *L. stagnalis* и *P. planorbis* партенитами и личинками трематод. Установлено, что, несмотря на изменение возрастной структуры исследованных популяций моллюсков на протяжении весенне-летне-осеннего периода, наиболее заражёнными всегда являются моллюски третьей возрастной группы (генерация позапрошлого года). Исследован характер распределения инвазированных партенитами и личинками трематод моллюсков в иле, поздней осенью (ноябрь) и весной (март). В результате проведённых исследований установлено, что на поверхности ила находятся преимущественное большинство инвазированных моллюсков, что делает их легкодоступными для дефинитивных хозяев.

Проанализированы пути циркуляции трематод в биоценозах Украинского Полесья. Установлено 18 путей циркуляции для 59 видов трематод. Показано, что для большинства выявленных трематод (42 вида) характерен триксенный жизненный цикл, для 16 – диксенный, для 1 вида – тетраксенный.

Ключевые слова: трематоды, церкарии, личинки, пресноводные моллюски, промежуточные хозяева, возрастная группа, гепатопанкреас, Украинское Полесье.

SUMMARY

Zhytova O.P. Parasite-host relations in the system of trematodes – freshwater gastropods (under Ukrainian Polissya conditions). – Manuscript. Thesis for a Doctor of biological sciences degree in speciality 03.00.25– parasitology, helminthology. – I. I. Shmalgauzen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2015.

The manuscript presents a long-term study (2004–2012) of species diversity of trematodes from freshwater molluscs of the Ukrainian Polissya. 61 trematodes species have been registered, their original pictures with morphological descriptions have been presented. The circle of intermediate hosts-molluscs has been extended for 16 trematodes species. A key to the identification of 52 species of cercariae from molluscs of the region was composed. The identification of two species of trematodes was confirmed experimentally. The role of various taxonomical groups of freshwater molluscs in the distribution of trematodes was stated. The species composition of trematodes in different water reservoirs was analysed. The absence of direct dependence of invasion extensity and trematodes species variety has been exposed.

The dynamic of cercariae emission of *P. elegans*, *H. asper*, *N. attenuatus*, *E. aconiatum* was studied. It was shown that the duration and dynamics of the cercariae emission of the "rediod" (*E. aconiatum*, *N. attenuatus*) and "sporocystoid" trematodes

(*P. elegans*, *H. asper*) are determined by water temperature and condition of population of partenitae. New information as to the connection of quantitative index of cercariae with the degree of invasion intensity and the character of molluscs hepatopancreas affection has been obtained. Histopathological changes in the hepatopancreas of molluscs with different levels of infection with cercariae of *E. aconiatum* were studied. Microscopic research of the hepatopancreas of molluscs infected by trematodes of sporocysts (*P. elegans*) and rediae (*E. aconiatum*) have been conducted.

The influence of 17 hydrochemical indices of water and the flow speed on the population density of molluscs, prevalence and species diversity of larvae stages of trematodes in water reservoirs was analysed.

On the example of the three studied molluscs populations (*L. stagnalis* and *P. planorbis*) the distribution of trematodes by the age groups of hosts has been determined. Dynamics of seasonal infection of *L. stagnalis* and *P. planorbis* was examined. The character of distribution of molluscs infected by trematodes has been studied in silt in autumn (November) and in spring (March).

The transmission pathways for 59 trematodes species in Ukrainian Polissya biocenoses have been analysed.

Key words: trematodes, cercariae, larvae, freshwater molluscs, intermediate hosts, age group, hepatopancreas, Ukrainian Polissya.

Підписано до друку 21.09.2015 р.

Умов. друк. арк. 1,9 Формат 60х90/16

Наклад 100 примірників. Зам. № 86

Житомирський національний
агроєкологічний університет, 2015
10008, м. Житомир, бульвар Старий, 7